Beiträge zur Morphologie und Histologie von Polycerella recondita (SCHMEKEL)

(Gastropoda, Opisthobranchia)

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

Sigrid Brüggemann

aus Hannover (Deutschland)

1971

1974

A. Schudel & Co. AG, Riehen

Beiträge zur Morphologie und Histologie von Polycerella recondita (SCHMEKEL)

(Gastropoda, Opisthobranchia)

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

Sigrid Brüggemann

aus Hannover (Deutschland)

1974

A. Schudel & Co. AG, Riehen

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. W. Stingelin

Basel, den 25. Juni 1971

Prof. Dr. H. P. Laubscher
Dekan

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

EINLEITUNG	pag.	4
MATERIAL UND TECHNIK	"	5
INTEGUMENT	"	5
NERVENSYSTEM	"	7
Morphologie	"	7
Histologie	"	9
SINNESORGANE	"	10
Morphologie und Histologie	"	10
a) Augen	"	10
b) Statocysten	"	10
c) Rhinophoren	"	11
d) Höcker und Papillen	"	11
GENITALSYSTEM	"	12
Morphologie	"	12
Histologie	"	14
Ei- und Spermienwanderung	"	17
Diskussion	"	19
VERDAUUNGSSYSTEM	"	20
Morphologie	"	20
Histologie	"	21
Aufnahme und Weg der Nahrung	"	25
Diskussion	"	27
CIRCULATIONSSYSTEM	"	27
Morphologie	"	27
Histologie	"	28
EXKRETIONSSYSTEM	"	30
Morphologie	"	30
Histologie	"	30
ZUSAMMENFASSUNG	"	32
LITERATURVERZEICHNIS	"	33
ANHANG		
Abbildungen		
Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen		

E I N L E I T U N G

Von den fünf bekannten Polycerella-Arten stammen P. e m e r t o n i (VERILL 1880), P. d a v e n p o r t i i (BALCH 1901), P. z o o b o t h r y o n (SMALLWOOD 1910) und P. c o n y n a (MARCUS 1957) aus dem Atlantik, während P. r e c o n d i t a (SCHMEKEL 1965) die einzige im Mittelmeer bekannte Art darstellt.

Alle Polycerella-Arten erreichen eine Grösse von etwa 5 mm. Durch die genaueren Untersuchungen an P. e m e r t o n i durch BERGH (1883) und an P. z o o b o t h r y o n von SMALLWOOD (1912) wurden Unterschiede im inneren Bau deutlich. Daher schafft ODHNER (1941) für P. z o o b o t h r y o n auf Grund ihres Saugkropf tragenden Pharynx (vgl. S. 27) der Gestaltung ihrer Zähne sowie des Baues des Vagina-Abschnittes dieser Art (vgl. S. 19) die neue Gattung B e r m u d e l l a, die er den Goniodoridiern zuordnet. Die übrigen Polycerella-Arten erscheinen ihm den Gymnodoridiern verwandt.

Die vorliegende Arbeit erstrebt eine Ergänzung der noch immer ungenügenden histologischen Beschreibung und der Oekologie der Gattung Polycerella anhand von P. r e c o n d i t a SCHMEKEL (Abb. 1).

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit entstand, möchte ich für seine Ratschläge und seine Unterstützung danken. Ebenso bin ich Fräulein Dr. L. Schmekel und Fräulein Dr. A. Kress für ihre wertvollen Hinweise zu Dank verpflichtet. Danken möchte ich aber auch Herrn Dr. P. Dohrn sowie den Angestellten der Stazione Zoologica Napoli für die gute Arbeitsmöglichkeit und Materialbeschaffung. Ferner gilt mein Dank der Deutschen Forschungsgemeinschaft für den mir zur Verfügung gestellten Arbeitsplatz an der Stazione Zoologica Napoli sowie dem Amt für Ausbildungsbeiträge für ihre Unterstützung.

MATERIAL und TECHNIK

Polycerella recondita ist eine im Golf von Neapel häufig vertretene Doridierart. Sie taucht Mitte Juli auf. Die Zahl der Tiere steigt nach den ersten Funden rasch an und erreicht im August bereits den Höhepunkt. In den folgenden Monaten nimmt sie allmählich ab, bis Polycerella im Dezember nicht mehr gefunden werden kann. Dieser Doridier scheint eng an das Vorkommen seiner einzigen Nahrungsquelle, Zoobothryon verticillatum (Bryozoa Ctenostomata), gebunden zu sein (vgl. S. 25). Da das Bryozoon und damit auch Polycerella nur im ruhigen Wasser in Küstennähe zu finden ist, waren die neapolitanischen Fischerhäfen Santa Lucia und Mergellina die geeignetesten Fundorte. Das Sammeln erfolgt durch Dredgen der Bryozoen, die vorzugsweise am Rumpf alter Schiffe und an den Holzpfeilern der Landestege anzutreffen sind. Die übliche Suchmethode besteht darin, dass das Material im Meereswasser stehen gelassen wird, was allmählich zu Sauerstoffmangel führt. Da dies bei Polycerella, im Gegensatz zu anderen Schnecken, nicht zum Aufsteigen an die Wasseroberfläche führt und Polycerella Zoobothryon farblich sehr ähnlich ist, ist es notwendig, die Bryozoenäste unter der Lupe zu untersuchen.

Mit einigen Ausnahmen wurden alle Tiere ohne Betäubung fixiert, um Zellveränderungen zu verhindern. Dabei zeigten von den verwendeten Fixierlösungen Da Fano und Bouin die besten Resultate. Die Schnecken wurden anschliessend in Paraffin eingebettet, 7 µ dick geschnitten und mit den allgemein gebräuchlichen Farbstoffen gefärbt.

INTEGUMENT

Als Integument fassen wir den die Visceralmasse umgebenden Hautmuskelschlauch sowie die bindegewebigen Strukturen, durch welche die Organe im Körper aufgehängt sind, zusammen.

Die Epidermis der Doridier wurde von den älteren Autoren nur wenig berücksichtigt. Erst THOMPSON (1959, 1960, a und b) und später EDMUNDS (1968) beschäftigten sich im Zusammenhang mit der Frage nach Schutz und Abwehr genauer mit der Doridier-Epidermis.

Wie alle Gastropoden besitzt P o l y c e r e l l a eine einschichtige Epidermis, die von einer Cuticula bedeckt ist und einer deutlich erkennbaren Basalmembran aufsitzt. Ihre Drüsen liegen alle epithelial (Abb. 23). Wir finden hohe zylindrische Mucusdrüsenzellen (MDR), deren Vakuole nahezu die ganze Zelle ausfüllt und den ovalen Kern an die Zellwand drängt. Ihr Sekret zeigt eine Alcianblau-pos. Reaktion. Kleinere Drüsenzellen weisen eine runde Vakuole auf, deren homogener Inhalt sich schwach mit Eosin und Alcianblau färbt (DZH). Ihr Kern liegt der Vakuole basal dicht an. In zylindrischen Granazellen sind homogene, nicht färbbare Körner zu beobachten, die je nach Grösse eine gelbliche bis braune Eigenfarbe haben (Gr.Z.). Diese können zu Kugeln zusammentreten, die in grossen Vakuolen liegen. Möglicherweise handelt es sich bei den Grana um in der Epidermis gespeicherte Exkretstoffe, da in den Makrophagen ein ähnlicher Inhalt gefunden wurde (vgl. S. 29). Die am häufigsten vertretene Drüsenzelle (HZ) besitzt eine Vakuole, welche die Zelle nahezu ausfüllt und deren Inhalt sich nicht färben liess.

Zwischen allen Drüsenzellen befinden sich schmale Zellen, deren ausladender Apex lange Wimpern trägt, deren Wurzeln bis in die Nähe des Kernes verfolgt werden können. Dieser liegt zentral bis apikal und ist meist durch die anliegenden Drüsenzellen zusammengedrückt.

Das Fussepithel (Abb. 2) wird hauptsächlich aus zylindrischen Wimperzellen aufgebaut. Nur vereinzelt sind epitheliale Drüsenzellen vertreten. Umso zahlreicher münden zwischen den Wimperzellen unterschiedlich grosse subepitheliale Mucusdrüsen nach aussen. Sie sind ein- oder mehrzellig und liefern das zum Kriechen notwendige Schleimband.

Der ganzen Epidermis basal dicht anliegend, befindet sich eine Schicht von Muskelzellen.

Der die Visceralmasse direkt umgebende Muskelschlauch, der durch einen Blutsinus von der Epidermis abgehoben ist, hat in der Fussregion eine besonders ausgeprägte Muskulatur. Wie auf Abb. 2 dargestellt, gehen von der inneren Grenze des Hautmuskelschlauches Muskeln ab, die strahlenartig in den Schwanz ziehen, so dass dieser eine saugnapfähnliche Glocke bilden kann (vgl. S. 25). Wie die Schwanzmuskeln, stehen auch die Lippen-, Rhinophoren- und Kiemenmuskeln mit dem Muskelschlauch in direkter Verbindung.

Alle Organe sind von einem Sinus- und Lakunensystem umgeben (Abb. 3). Sinus und Lakunen sind durch Ligamente untereinander und an der Peripherie mit dem Muskelschlauch verbunden. Dieser wiederum ist durch Ligamente an der Epidermis aufgehängt.

N E R V E N S Y S T E M

MORPHOLOGIE

Das zentrale Nervensystem von P. r e c o n d i t a weist im wesentlichen die gleichen Verhältnisse auf (Abb. 4), wie sie bei anderen Doridiern bekannt sind. Auch bei unserem Tier hat das Pleural-Ganglion die Parietal-Ganglien und das Supraintestinal-Ganglion aufgenommen, und ist selbst nahezu vollständig mit dem Cerebral-Ganglion verschmolzen. Die Cerebro-Pleural- und Pedal-Ganglien liegen in Ruhelage direkt hinter dem Schlundkopf, können in stark kontrahierten Tieren aber über den Pharnynx geschoben sein.

Das Visceral-Ganglion, welches bei den Doridiern nie ganz mit den dorsalen Ganglien vereinigt ist, kann bei P o l y c e r e l l a dicht hinter dem rechten Cerebro-Pleural-Ganglion oder etwas von diesem abgerückt liegen.

Hinter dem linken Cerebro-Pleural-Ganglion, ebenfalls in der Visceralschlinge, beobachten wir gelegentlich eine Anschwellung mit einer oder mehreren Ganglienzellen, wie sie schon PELSENEER (1894) bei P o l y c e r a q u a d r i l i n e a t a beobachtete. HANSTROEM (1930) hat diese als Kleinganglion bezeichnete Anschwellung mit Vorbehalt als Rudiment des Subintestinal-Ganglions gedeutet, ohne jedoch näher darauf einzugehen.

P o l y c e r e l l a zeigt keine Subcerebral-Kommissur. Ueber deren Vorkommen bei Doridiern herrscht vorläufig noch Unklarheit.

Die Nerven wurden an Schnittpräparaten beobachtet, so dass der Verlauf, vor allem von zarten Nerven, nicht immer verfolgt werden konnte. Sie wurden nach ihren Austrittstellen aus den Ganglien bezeichnet und numeriert (Abb. 4).

Vom cerebralen Teil gehen folgende Nerven ab: Der mächtige Rhinophorennerv (c 1a) entspringt dorsal und weist ein dem Cerebral-Ganglion aufsitzendes und ein in der Mitte der Rhinophoren liegendes Ganglion auf. Das distale Ganglion entsendet mehrere Nerven an das Rhinophorenepithel, während vom proximalen nur ein Nerv austritt (c 1b), der mit c 2 anastomiert und dann zur Kopfhaut zieht. Ein weiterer Nerv innerviert die Kopfhaut der Rhinophorenregion (c 3). Drei Nerven innervieren das Epithel der dorsalen (c 2), lateralen (c 4) und ventralen (c 5) Mundpartie. Ein Ast des lateralen Mundnervens (c 4a) zeigt eine ganglionäre Anschwellung, das Labialganglion, welches mehrere Nerven zum Lippenepithel sendet. Der Augennerv (c 6) geht seitlich und hinter dem Rhinophorennerven ab, weist ein becherförmiges Ganglion auf, das dem Auge anliegt und führt dann zum Augenepithel. Der kleine Statocystennerv (c 7) entspringt in der Nähe des Cerebro-Pedal-Konnektivs.

Vom pleuralen Abschnitt geht ein einziger Nerv ab (pl 1a), der kurz nach seinem Ursprung einen feinen Ast (Pl 1b) zur vorderen laterpalen Körperwand sendet. Der rechte Hauptnerv zieht der Epidermis entlang und ist bis hinter die Kiemen verfolgbar. Der linke Hauptnerv, der bis in die grosse Rückenpapille verfolgt werden kann, zieht dicht dem Enddarm, dem dorsalen Magenabschnitt sowie der Leber und der Zwitterdrüse entlang.

Vom Pedalganglion gehen ventral drei Fussnerven ab. Ein nahe des Cerebro-Pedal-Konnektivs abgehender Nerv (p 4) konnte nicht weiter verfolgt werden. Auch war es nicht möglich, festzustellen, ob er Pedal- oder hauptsächlich Pleuralfasern besitzt. In der Nähe des Pleural-Pedal-Konnektivs tritt ein weiterer Nerv (p 5) aus, der hauptsächlich Fasern des Cerebro-Pleural-Ganglions führt. Der Nerv der rechten Seite zieht in die Penisregion, wo er ein Genitalganglion aufweist. Von diesem laufen mehrere Nerven an die Mündungen der Geschlechtswege. Ein weiterer Nerv zieht an die Befruchtungstasche und ein anderer dem Vas deferens entlang. Vom linken Pedalganglion geht an entsprechender Stelle ein viel schmalerer Nerv (p 5) ab, dessen Weg nicht verfolgt werden konnte.

Während vom Kleinganglion kein Nerv abgeht, entsendet das Visceralganglion zwei Nerven. Der eine zieht dorsal (v 1) des Oesophags caudalwärts, während der andere zunächst ventral (v 2) dem Oesophag entlangzieht und dann in die vordere Genitalmasse absteigt.

Rostral entspringen dem Buccalganglion zwei Nerven (b 1 und b 2), die dem Pharynx entlangführen. Ein dritter kurzer Nerv (b 3) zieht zur Radulatasche. Vom hinteren Abschnitt des Buccalganglions steigt ein Nerv (b 4) zu den Speicheldrüsen und zum Oesophag auf.

HISTOLOGIE

Die Nervenzellen lassen sich auf Grund unterschiedlicher Grösse und elektronenmikroskopischer Untersuchungen in vier Gruppen unterteilen (L. SCHMEKEL, W. WECHSLER 1968). Kleine (6-10 µ) und mittelgrosse (15-20 µ) Zellen enthalten Vakuolen, deren Inhalt mit allen verwendeten Farbstoffen ungefärbt blieb. Grosse (27-30 µ) und Riesenzellen (41,5 µ) zeigen ausserdem kleine Vakuolen, deren Inhalt sich mit Lichtgrün und Orange G färbt, sowie eine PAS-pos. Reaktion zeigt. Diese beiden Zelltypen sind auf die Peripherie der Ganglien beschränkt (Abb. 4).

Im cerebralen Teil des dorsalen Ganglions überwiegen die kleinen Nervenzellen, doch sind auch einige wenige mittelgrosse Zellen zu beobachten. Im pleuralen Abschnitt sind alle Zellen vertreten, im caudalen Teil des Pleural-Ganglions liegt die einzige Riesenzelle dieses Nervensystems. Das Pedal-Ganglion weist neben einigen grossen Nervenzellen verhältnismässig viele mittelgrosse Zellen auf, während die kleinen seltener anzutreffen sind.

Das proximale und distale Rhinophoren- sowie das Labial-Ganglion besitzen ausschliesslich kleine Nervenzellen. Im Augenganglion fällt eine grosse Zelle auf, welche die Hälfte dieses Ganglions in Anspruch nimmt (Abb. 5). Die Buccalganglien, sowie das Visceral-, Klein- und Genital-Ganglion weisen kleine und mittelgrosse Nervenzellen auf. Die kleinen Nervenzellen herrschen demnach in Ganglien vor, welche Nerven zu den Sinnesorganen senden.

Alle Ganglien werden von einer bindegewebigen Kapsel umhüllt, die sich an die Nerven fortsetzt. Sie umgibt hier die Nervenfasern sowie die meist an der Peripherie liegenden Gliazellen.

S I N N E S O R G A N E

MORPHOLOGIE und HISTOLOGIE

A. AUGEN: Die Blasenaugen (Abb. 5) liegen dorso-lateral hinter den proximalen Rhinophoren-Ganglien, jedes in der Mulde eines eigenen Ganglions, welches sie etwas von den Cerebro-Pleural-Ganglien abhebt. Die basal abgeflachten Augen sind wie die Ganglien von einer Membran umgeben, von der einige Ligamente an das Augen- und Cerebral-Ganglion führen. Flache Zellen des einschichtigen Augenepithels bilden apikal die Cornea, während basal drei grosse breite Zellen die Retina aufbauen. Ein dichter Pigmentbecher, der eine kugelige Linse umgibt, verdeckt den Apex der Retinazellen, so dass Unterschiede in ihrem Aufbau nicht festgestellt werden konnten. Von der Basis der mittleren Retinazelle gehen Fasern ab, die sich mit den Axonen des Augenganglions zum N. opticus zusammenschliessen.

Die licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen am Auge von H e r m i s s e n d a c r a s s i c o r n i s (EAKIN, WESTFALL, DENNIS 1967), gaben erstmals ein genaueres Bild über den Bau eines Opisthobranchierauges. Wie bei HELIX sind Sinneszellen und pigmentierte Stützzellen, die mit fingerförmigen Fortsätzen in den Apex der Sinneszellen ragen, zu unterscheiden. Während Helix jedoch viele hohe, schmale Retinazellen aufweist (SCHWALBACH, LICKFELD, HAHN 1963), sind es bei H e r m i s s e n d a wie bei P o l y c e r e l l a nur wenige, grosse Zellen.

B. STATOCYSTEN: Die kugeligen Statocysten (Abb. 5) liegen seitlich dem Cerebro-Pedal- und dem Pleuro-Pedal-Konnektiv an; auch sie werden von einer Membran umhüllt und durch Ligamente an den Ganglien befestigt. Der celluläre Aufbau des niedrigen Statocysten-Epithels (3 µ hoch) ist lichtmikroskopisch nur schwer erfassbar. In flachen Zellen sind verhältnismässig grosse ellipsoide Kerne zu beobachten. Daneben sieht man nur wenige kleine runde Kerne, die in vakuolisierten Zellen liegen, deren Grenzen nicht festgestellt werden konnten. Dies ist nach DIJKGRAAF und HESSELS (1969) auf das leichte Platzen der Zellwände bei der Verwendung von Fixiermitteln zurückzuführen. Zellgrenzen konnten von den Autoren am lebenden Präparat der Statocyste von A p l y s i a beobachtet werden. Ausserdem sind einzelne zarte lange Haare zu erkennen, welche einen kristalliner

Körper tragen, der PAS-pos. reagiert. Die Ansatzstelle der Wimpern konnte nicht genau ermittelt werden. Wir beobachteten nur einen Statolithen. Da wir aber unsere Untersuchungen an fixierten Tieren durchgeführt haben, ist nicht auszuschliessen, dass im lebenden Tier noch Statokonien vorhanden sind.

C. RHINOPHOREN: Die glatten Rhinophoren von P o l y c e r e l l a sind nur schwach kontraktil aber nicht retraktil. Ihr Epithel weist alle Drüsenzellen der Epidermis auf, die hier jedoch spärlicher vertreten sind. Ausserdem finden wir schmale Wimperzellen. Typisch für die Rhinophoren sind jedoch Zellen, die schon MERTON (1914) in den Fühlerorganen und den Randfäden des Velums von T e t h y s l e p o r i n a beobachtete. Sie lassen in ihrem Apex oder ihrem ganzen Zellkörper kleine, ovale, regelmässig angeordnete Vakuolen erkennen und besitzen apikal starre, die Cuticula nicht überragende Haare, welche den Bürstensaum bilden. Sie können bewimpert oder unbewimpert sein. Ihr Kern liegt in der unteren Zellhälfte. Diese Zellen treten im ganzen Rhinophorenepithel auf, sind aber besonders in den Rhinophorenspitzen (Abb. 5) konzentriert, wo keine Hautdrüsenzellen zu beobachten sind. Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen der Rhinophoren von Nudibranchiern (STORCH und WELSCH 1969) ergaben, dass die Vakuolen dieser Zellen einen Inhaltskörper besitzen, den die Autoren als Amphidiscus bezeichnen. Es handelt sich um die gleichen Zellen, die seit langem von der Haut der Eolidier bekannt sind und von L. SCHMEKEL (1967) elektronenmikroskopisch untersucht wurden.

Neben den vakuolisierten Zellen ist gelegentlich ein schmaler Plasmastreifen festzustellen. Da im Epithel viele Kerne liegen, handelt es sich möglicherweise um einen weiteren Zelltyp. STORCH und WELSCH (1969) vermuten, dass beide Zelltypen Sinneszellen darstellen.

D. HOECKER und PAPILLEN: Die unregelmässig über den Körper verteilten Knoten und die beiden hinter den Kiemen liegenden Papillen sind histologisch ähnlich wie die Rhinophoren gebaut. Auch hier sind an der Basis Drüsenzellen der Epidermis vertreten, während die Spitzen aus Zellen mit den kleinen Vakuolen aufgebaut sind. Höcker und Papillen stellen also ebenfalls Sinnesorgane dar.

G E N I T A L S Y S T E M

MORPHOLOGIE

Das triaule Genitalsystem von P o l y c e r e l l a (Abb. 6) ist bis ca. 2,5 mm Körperlänge protandrisch, später simultan hermaphroditisch. Es zeigt in der 2. Phase kugelige weibliche Acini, die dem männlichen Teil peripher aufsitzen und jeweils durch einen kurzen Stiel mit diesem verbunden sind (Abb. 6 links). Nach Abtragen der weiblichen Acini, werden zwei männliche Tubuli sichtbar, die der Mitteldarmdrüse annähernd dorsal aufliegen und diese mit ihren ventral gerichteten Verzweigungen nahezu umschliessen (Abb. 6 rechts). Sie verlaufen von caudal nach rostral und vereinigen sich rechts vom Mitteldarmabgang zum mesodermalen Teil des Zwitterganges (TARDY 1967, SCHOENENBERGER 1969). Dieser verläuft rostralwärts bis zum Vorderende der "Leber", wo er nach ventral umbiegt und als offene Rinne über die ihm anhängende Ampulle zieht. Sie liegt dem caudalen Ende der weiblichen Drüsenmasse dicht an, verjüngt sich nach vorne und geht dann in den ektodermalen Teil des Zwitterganges über. Dieser läuft der linken Seite der weiblichen Drüsenmasse entlang und verschwindet schliesslich in deren vorderen Windungen, wo er sich in den männlichen und weiblichen Gonodukt gabelt (Abb. 7).

Das Vas deferens führt zunächst kopfwärts bis zur rostralen Begrenzung des drüsigen Oviduktes und geht dann mit einer schmalen Oeffnung in die Prostata über. Diese biegt nach hinten um und beschreibt eine nach links gerichtete Schlinge. Das anschliessende muskulöse Vas deferens zieht geradlinig zu dem auf der rechten Körperseite, dicht hinter den Rhinophoren liegenden Gonoporus. Der männliche Gonodukt mündet vor dem Ovidukt und unter der Vagina ins Atrium genitale (Abb. 6). Der Verlauf des dichtgepackten Oviduktes konnte nur mit Hilfe von Schnittserien rekonstruiert werden. Nach der Abzweigung vom Zwittergang zieht der zunächst schmale Ovidukt als nach hinten gerichtete Schlinge zur rechten Körperseite. Er mündet in die Befruchtungstasche, welche parallel zur Längsachse des Körpers liegt und sich mit ihrem vorderen Abschnitt direkt neben dem Atrium genitale befindet. Von hier führt der Ovidukt dorsalwärts und verschwindet bald in der Eiweissdrüse, durchzieht auch die anschliessende in drei Abschnitte gegliederte Mucusdrüse und mündet dann, das Vestibulum feminile durchlaufend, in das Atrium genitale (Abb. 7). Während der Ovidukt von der

Eiweissdrüse und vom ersten Mucusdrüsenabschnitt völlig eingeschlossen ist, zieht er als Rinne unter dem zweiten gefalteten Mucusdrüsenabschnitt hinweg, um dann in dem mächtigen, seitlich zusammengedrückten dritten Mucusdrüsenabschnitt wieder zu verschwinden. Die weibliche Drüsenmasse ist zum Knäuel aufgewickelt. Das dem drüsigen Ovidukt anschliessende Vestibulum feminile liegt im Ruhestand im Atrium genitale und wird während der Eiablage zum Genitalporus vorgeschoben. Zwei kurze Wimpergänge (I und II) verbinden die Eiweissdrüse sowie den zweiten Abschnitt der Mucusdrüse mit dem Atrium genitale (Abb. 7). Beide Gänge vereinigen sich bevor sie direkt vor dem Ovidukt in das Atrium genitale führen. Die kurze Vagina beginnt am Genitalporus als enger Gang, zeigt aber bald eine für P o l y c e r e l l a typische birnenförmige Erweiterung (Abb. 8). Hinter dieser Dilatation gabelt sie sich in den Spermatotheken- und Spermatocystengang. Der Erstere zieht geradlinig über den Ovidukt und mündet in die kugelige Spermatothek. Der Spermacystengang hingegen steigt nach ventral ab und führt in die längliche Spermatocyste. die in der Schlinge der Porstata liegt. Nahe der Einmündung des Spermatocystenganges zweigt der Befruchtungsgang ab, der caudalwärts läuft und in den vorderen Teil der Befruchtungstasche führt (Abb. 7). Das Genitalsystem von P o l y c e r e l l a ist triaul, da es drei getrennt ausführende Geschlechtswege besitzt, und steht diaulen und monaulen Genitalsystemen gegenüber, die mit zwei bzw. einem Gonodukt ausmünden.

Das kleinste unserer Tiere (1,3 mm) gibt einige Aufschlüsse über die Ontogenese des Genitalsystems (Abb. 9). Im hinteren Genitaltrakt ist die Gonade und der Zwittergang bis und mit der Ampulle zu erkennen. Im vorderen Abschnitt sind das Vas deferens und die Vagina mit der Spermatothek und der Spermatocyste ausgebildet, während sich der Ovidukt erst zu differenzieren beginnt. Eine Verbindung zwischen der hinteren und der vorderen Genitalmasse besteht noch nicht. Wohl beginnt sich ein ektodermaler Zwittergang abzuzeichnen, doch ist der Durchbruch zur Ampulle noch nicht erfolgt (Abb. 10). Es ist daher wahrscheinlich, dass, wie bei Eolidiern (TARDY 1967, SCHOENENBERGER 1969), auch bei unserem Tier die Gonade und der Zwittergang bis und mit der Ampulle mesodermalen und der vordere Zwittergang sowie die Geschlechtswege ektodermalen Ursprunges sind. Im Gegensatz zu unserem Doridier entsteht bei dem Eolidier T r i c h e s i a g r a n o s a (SCHOENENBERGER 1969) die Verbindung des mesodermalen und ektodermalen Anteils bevor die Gonade oder einer der Gonodukte ausgebildet sind.

Bei P o l y c e r e l l a nimmt der Ovidukt seine volle Drüsentätigkeit bei etwa 2,5 - 3 mm grossen Tieren auf, während das Vas deferens und die Vagina schon bei 1,5 - 2 mm grossen Exemplaren funktionstüchtig sind. Eine Kopulation kann demnach frühestens bei einem 1,5 mm grossen, die Eiablage erst bei einem 2,5 - 3 mm grossen Tier erfolgen.

HISTOLOGIE

Die Stadien der Spermatogenese und Oogenese von P o l y c e r e l l a r e c o n d i t a wurden nicht untersucht, doch soll auf die Lage der Oocyten und Spermatocyten in der Gonade eingegangen werden.

Die männlichen Tubuli sind bereits beim 1,3 mm grossen Tier ausgebildet. Sie sind von einer dünnen Schicht aus Bindegewebe und Muskelfasern umhüllt und beherbergen alle Stadien der Spermiohistogenese. Bei der 1,8 mm grossen Polycerella kommen die Stadien der Spermiohistogenese hinzu. Die Spermatiden sind in grosser Zahl mit ihrem Kopf in einer Nährzelle inseriert, die der Tubuluswand dicht anliegt. Erst die morphologisch reifen Spermien, die einen Korkenzieher ähnlich ausgezogenen Kopf besitzen, liegen frei im Lumen der männlichen Tubuli.

In der Gonade der 1,8 mm grossen Polycerella liegt dem ♂ Teil ein nicht durchgehendes weibliches Keimepithel auf. Die als Ausbuchtungen erkennbaren ♀ Acini entstehen wahrscheinlich durch Zellteilungen des Keimepithels und das Heranwachsen der darunter liegenden Ovocyten (Abb. 11a). Die oben beschriebene Hüllschicht bleibt erhalten und wird nach aussen geschoben. Durch weitere Teilungen und Zunahme der Eizellen sind bei 2 - 2,5 mm grossen Tieren schliesslich gut entwickelte weibliche Acini zu beobachten. Es kommt nicht immer zur vollständigen Trennung von den ♂ Tubuli (Abb. 11b). Die Acini vergrössern weiterhin ihr Volumen, so dass sie ein inneres Lumen aufweisen. In den Acini findet man mit zunehmendem Alter nur heranwachsende Oocyten, während sich die jungen Oocyten, deren Plasma noch keine Zunahme zeigt, auf den Acinusstiel beschränken. Da vereinzelte junge Oocyten über dem männlichen Teil liegen (Abb. 11c), befindet sich das Keimepithel im adulten Tier in der Nähe des Acinusstiels. Von hier aus werden die jungen Oocyten durch Teilungen allmählich in den weiblichen Acinus nachgeschoben, wo sich die Eier nach abgeschlossener Vitellogenese ablösen. Alle Eier werden von stark basophilen Follikelzellen begleitet, die sich von den jungen Oocyten durch ihren Kern unterscheiden, der im Verhältnis zum Plasmavolumen kleiner ist und gut färbbares Chromatin besitzt. Der an die Gona-

de anschliessende mesodermale sowie der ektodermale Zwittergang sind von kubischen Wimperzellen mit chromatinarmem Kern ausgekleidet. Im Gegensatz zu diesen sind die Zellen der Ampulle unbewimpert. Der Zwittergang ist von einem sehr dünnen Muskelnetz umspannt, während die Ampulle eine deutlichere Muskelschicht aufweist. Der Muskulatur liegt lockeres Bindegewebe auf. Das Vas deferens zeigt bis zum Beginn der Prostata den gleichen Bau wie der Zwittergang. Die anschliessende Prostata besitzt zylindrische Drüsenzellen mit einem grossen kugeligen, basal liegenden Kern, der von stark basophilem Plasma umgeben ist. Apikal finden wir in kleinen Vakuolen flüssiges Sekret (Abb. 12a). Die Drüsenzellen des zweiten Abschnittes sind ebenfalls zylindrisch, enthalten jedoch grössere Vakuolen mit körnigem Sekret (Abb. 12b), das sich erst im Lumen der Prostata verflüssigt. Das Sekret beider Abschnitte zeigt Unterschiede in der Konsistenz, aber nicht in seiner Färbbarkeit. Beide Drüsenzelltypen sind merokrin. Zwischen allen Drüsenzellen finden wir Stützzellen, mit wenigen langen Wimpern. Ihr Kern liegt im apikal erweiterten Zellabschnitt. Die Hüllschicht der Prostata besteht auch hier aus einem schwachen Muskelfasernetz und Bindegewebezellen. Die Muskulatur des Vas deferens setzt sich beim Abgang aus der Prostata aus drei Muskelschichten zusammen (Abb. 13). Wir finden eine Längsmuskelschicht, welche einer inneren, gleich hohen und einer äusseren dünneren Ringmuskelschicht begrenzt wird (Abb. 13 I). Im weiteren Verlauf des Vas deferens tritt eine zusätzliche Längsmuskelschicht auf, welche anfänglich der inneren Ringmuskelschicht anliegt, sich dann aber bald von dieser abhebt (Abb. 13 II) und zur Mündung hin kontinuierlich schwächer wird. Die drei äusseren Muskelschichten bilden eine Scheide, die kleine Penisscheide (H. POHL 1905). Im letzten Abschnitt liegt der Ringmuskulatur wenig lockeres Bindegewebe auf, das die Scheide mit der inneren Längsmuskulatur verbindet.

Das Lumen des muskulösen Vas deferens wird von kubischen Wimperzellen begrenzt, das nach dem ersten Drittel des Penis abrupt aufhört (Abb. 13 I). Die Längsmuskulatur stellt nun gleichzeitig die innere Auskleidung dar (Abb. 13 III). Im weiteren Verlauf tritt auf der Innenfläche der Muskulatur eine Cuticula auf, der im letzten Abschnitt hakenartige Penisstacheln aufsitzen (Abb. 13 IV). In Ruhe ist der Penis wie ein Handschuhfinger nach innen gestülpt, und seine Stacheln sind zur Genitalöffnung gerichtet. Im ausgestülpten Kopulationsorgan liegen sie aussen und weisen rückwärts. Die Penisscheide ist eine einfache Invagination der Epidermis mit kubischen zylindrischen Zellen und einer Cuticula. Beim Uebergang in den Penis treten Wimpern auf (Abb. 13).

Die Vagina mündet wie das Vas deferens in eine Invagination der Epidermis, deren Zellen stark bewimpert sind. Dieser Teil wird gleichzeitig mit der Penisscheide während der Kopulation umgestülpt. Die Vagina beginnt als enger Gang, dessen Wandung von einem kräftigen Ringmuskel umgeben ist (Abb. 8). In dem ersten Drittel der vaginalen Dilatation (vom Gonoporus aus) finden wir hohe, zylindrische Drüsenzellen, deren basal liegender Kern von stark basophilem Plasma umgeben ist. Apikalwärts finden wir zahlreiche Vakuolen mit schwach basophilem Sekret (Abb. 8). Der anschliessende Vaginaabschnitt ist von etwas breiteren Zellen mit basalem Kern ausgekleidet, deren Plasma eine grosse bis zum Apex reichende Vakuole mit unfärbbarem Inhalt einschliesst (Abb. 8).

Der Spermatotheken- sowie der Spermatocystengang sind von kubischen Wimperzellen ausgekleidet. Auch hier setzen sich die Spermien gelegentlich fest. Die Spermatothek besitzt kubische, apokrine Drüsenzellen, deren Apex sich durch Vergrösserung ihrer apikalen Vakuole in das Lumen vorwölbt. Das Sekret konnte färberisch nicht dargestellt werden. Beide Spermienbehälter sind im lebenden Tier farblos, doch scheint bei der Spermatothek ein intensiv rotbraun gefärbter Inhalt durch. Die Spermatothek ist das einzige Organ des vaginalen Systems, in dessen Wände sich die Spermien nicht verankern.

Die Spermatocyste wird von kubischen Zellen ausgekleidet und ist immer mehr oder weniger mit Spermien gefüllt, die mit den Köpfen in ihrer Wand festsitzen oder doch zumindest ihr zugewandt sind. Bei der Abzweigung vom Spermatocystengang besitzt der Befruchtungsgang einen kräftigen Ringmuskel. Er zeigt in seinem weiteren Verlauf kubische Wimperzellen. Die Gänge des vaginalen Systems sind vorwiegend von Ringmuskulatur umspannt, welche sich bei der Mündung des Spermatothekenganges in die Spermatothek verstärkt. Das Muskelnetz, welches die beiden Spermienbehälter umschliesst, ist bei der Spermatocyste kräftig, bei der Spermatothek kaum sichtbar.

Der Ovidukt sowie die Gänge I und II sind von kubischen Wimperzellen ausgekleidet. Dieses Epithel bildet beim Uebergang des Oviduktes in die Befruchtungstasche eine von rostral nach caudal gerichtete Falte. In der anschliessenden Eiweiss- und Mucusdrüse finden wir alternierend Drüsen- und Stützzellen. Die Sekretionszellen der Eiweissdrüse besitzen einen grossen basal liegenden Kern, der von basophilem Plasma umgeben ist. Apikal finden wir in zahlreichen Vakuolen körniges, eosinophiles Sekret, das ähnlich färberisches Verhalten

wie der Dotter reifer Eier, aber nur eine schwache Reaktion mit Eisenhämatoxylin zeigt (Abb. 8). Die niedrigen kubischen Drüsenzellen des ersten Mucusdrüsenabschnittes sind nahezu vollständig mit Sekret ausgefüllt (Abb. 8), das schwach mit Alcianblau reagiert also mindestens zum Teil aus sauren Mucopolysacchariden besteht. Die Stützzellen sind in diesem Abschnitt besonders stark bewimpert. Die Sekretionszellen der folgenden Abschnitte unterscheiden sich lediglich durch ihre hohe schmale Form von denjenigen des ersten Mucusdrüsenabschnittes (Abb. 8). Ein weiterer Drüsenzelltyp ist auf den Beginn und das Ende des dritten Mucusdrüsenabschnittes beschränkt. Er unterscheidet sich von den übrigen Mucusdrüsenzellen durch die starke PAS- und Alcianblaureaktion des Sekrets. Das ausführende Vestibulum stellt eine epitheliale Falte dar. Die zum Lumen des ausmündenden Oviduktes liegenden Zellen tragen Wimpern, während diese den Zellen auf der Aussenseite fehlen. Zwischen beiden Epithelien finden wir lockeres Bindegewebe sowie Ring- und Längsmuskelfasern.

Der Ovidukt wird von einer Bindegewebshülle umgeben. Muskelfasern konnten nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

EI- und SPERMIENWANDERUNG

Während die Laichablage an lebenden Tieren beobachtet wurde, konnte die Ei- und Spermienwanderung bei der undurchsichtigen Polycerella nur an Schnittpräparaten verfolgt werden.

a) Eizellen

Erstmals bei 2 - 2,5 mm grossen Tieren lösen sich Eizellen von der Acinuswand, gelangen durch den Acinusstiel in die männlichen Tubuli und werden von dort aus in den Zwittergang befördert, dessen Wimpern sie in die Befruchtungstasche transportieren. Das Vas deferens sowie der Befruchtungsgang schliessen sich währenddessen durch Kontraktion ihrer Muskulatur. Die Beobachtung der Wanderung der Eizellen bis zur Befruchtungstasche war nur in wenigen Fällen möglich, da sie bei Tieren, die während der Eiablage fixiert wurden, diesen Abschnitt bereits passiert hatten. Die Ovocyten, die in diesem Teil verfolgt werden konnten, zeigten Polkörperchen. Die Reifeteilungen sind demnach bei der Besamung durch die Fremdspermien in der Befruchtungstasche abgeschlossen. Während der Passage durch den drüsigen Oviduk, findet die Verschmelzung der Pronuclei statt. Gleichzeitig werden die reifen Ovocyten mit mehreren Hüllschichten ver-

sehen und zu einem Laichband zusammengefasst. Sie erhalten von der Eiweissdrüse eine erste, stets sichtbare Hülle und passieren diesen Abschnitt zunächst recht ungeordnet, werden dann aber kurz vor dem Uebergang in den ersten Mucusdrüsenabschnitt perlschnurartig aufgereiht und miteinander verklebt. Der folgende Abschnitt versieht die Keimzellen mit einer weiteren sehr dünnen Schale, die nur in ausschliesslich mit Hämatoxylin Ehrlich gefärbten Präparaten sichtbar war. Gleichzeitig rotieren die Eier auf Grund der starken Bewimperung dieses Abschnittes, so dass sie nun getrennt hintereinander liegen. Welche Aufgaben den folgenden Abschnitten zukommt, ist nicht mit Sicherheit zu sagen, da die Ovocyten hier meist stark zusammengedrückt sind. Auf Grund der Struktur des zweiten und dritten Mucusdrüsenabschnittes und des Aufbaues des Laichbandes nehmen wir an, dass der zweite Mucusdrüsenabschnitt wabenartige Kammern um die Keime bildet, welche der letzte Abschnitt durch eine mächtige Hüllschicht zum Laichband zusammenfasst. Die früher erwähnten stark PAS-positiven Zellen liefern vermutlich eine Klebesubstanz, die es ermöglicht, den Laich an Bryozoen zu heften. Im Labor können die Glaswand der Boverischalen sowie die Wasseroberfläche als Haftfläche dienen.

Die Funktion der beiden Wimpergänge I und II konnte nicht geklärt werden. Im Wimpergang I wurde gelegentlich Eiweissdrüsensekret gefunden, seltener Spermien. Der Transport der Eier erfolgt durch die Bewegung der überall im Zwittergang und im Ovidukt vorhandenen Wimpern.

b) Spermien

Nach Abschluss der Spermiohistogenese lösen sich die Spermien von der Wand der männlichen Tubuli und werden vermutlich hauptsächlich durch peristaltische Muskelkontraktionen transportiert. Von den männlichen Tubuli gelangen die Spermien über den mesodermalen Zwittergang in die Ampulle, wo sie gespeichert werden. Durch die Kontraktion der Ampullenmuskulatur werden sie in den ektodermalen Zwittergang gepresst und von hier aus weiter in die Prostata befördert, wo sie nicht zu einem Spermaballen verkleben, denn die Spermien liegen nie zusammengeballt in der Vagina. Zudem konnte in der Vagina kein Prostatasekret nachgewiesen werden. Die Spermien gelangen vermutlich mit Hilfe der Stützzellenwimpern durch die Prostata in das muskulöse Vas deferens. Wahrscheinlich durch dessen Muskeltätigkeit werden sie schliesslich in die Vagina des Partnertieres gepresst, wo sie vorerst frei im Lumen liegen, sich aber bald in ihrer Wand festsetzen. Wurde viel Sperma aufgenommen, so sind der Spermatheken- und der Spermatocysten-

gang sowie die ihnen anhängenden Spermienbehälter mit Spermien gefüllt. Gelangten weniger Spermien in die Vagina, so sind vorwiegend der Spermatocystengang und die Spermatocyste gefüllt. Vereinzelt wurde beobachtet, dass im Spermatocystengang die Spermienköpfe dem Spermatothekengang zugewandt waren. Auf Grund dieser Feststellung ist es wahrscheinlich, dass bei P o l y c e r e l l a nur überschüssige Spermien in die Spermatothek gelangen, wo sie durch deren Sekret vernichtet werden. Die Auflösung der Spermien in der Spermatothek wurde in jüngerer Zeit von ALAPHILIPPE (1955) und THOMPSON (1966) beschrieben. Die benötigten Spermien gelangen demnach von der Vagina direkt durch den Spermatocystengang in die Spermatocyste, in deren Wand sie sich festsetzen. Der Befruchtungsgang ist währenddessen durch seinen starken Ringmuskel geschlossen. Durch Kontraktion der Spermatocystenmuskulator werden die Spermien in den Befruchtungsgang befördert und erreichen schliesslich die Befruchtungstasche, wo sie gespeichert werden. Die Samenfäden sind stets in der Wand des caudalen Abschnittes inseriert. Während der Eipassage lösen sie sich von der Wand und sind kurz nach der Eiablage nur vereinzelt zu finden.

Auch im vaginalen Teil werden die Spermien vermutlich grösstenteils durch die Muskeltätigkeit der Gänge transportiert, obwohl sie beweglich zu sein scheinen.

DISKUSSION

Die Darstellungen des Genitalsystems von P. e m e r t o n i (BERGH 1883), P. d a v e n p o r t i i (BALCH 1901), P. c o n y n a (MARCUS 1957) sowie P. r e c o n d i t a (SCHMEKEL 1965) zeigen, dass es bei allen Polycerella-Arten recht einheitlich gebaut sein muss. P. c o n y n a (MARCUS 1957) zeigt eine birnenförmige Spermatothek, hingegen ist sie bei den übrigen Polycerella-Arten kugelig. MARCUS gibt mehrere Verbindungen zwischen dem drüsigen Ovidukt und dem Vestbulum feminile an, die alle von der gefalteten Mucusdrüse ausgehen sollen. Diese entsprechen sehr wahrscheinlich den Wimpergängen I und II, die ihren Ursprung bei P. r e c o n d i t a jedoch in der Eiweiss- bzw. Mucusdrüse haben. Diese Gänge sind den anderen Autoren offenbar entgangen. Zwei Wimpergänge beschreibt POHL (1905) erstmals genauer in seiner Arbeit über das Genitalsystem von P o l y c e r a q u a d r i l i n e a t a. SMALLWOODS (1912) Beschreibung der Organe von P o l y c e r e l l a z o o b o t h r y o n (= B e r m u d e l l a) wie auch des Genitalsystems, bleibt unklar, so dass ohne erneute Untersuchungen die Stellung von P. z o o b o t h r y o n nicht zu klären ist.

V E R D A U U N G S S Y S T E M

Der einheitliche Bau des Verdauungssystems der Doridier ist seit langen Jahren bekannt (ALDER und HANCOCK, 1845-55; BERGH 1879, 1880, 1883; RAO, 1936; BABA, 1937). Eine ausführliche histologische und morphologische Darstellung gibt unseres Wissens nur MILLOT (1937) für J o r u n n a t o r m e n t o s a.

MORPHOLOGIE

Der Darmkanal von P. r e c o n d i t a (Abb. 14) beginnt mit einer I-förmigen Mundöffnung, der sich eine in zwei Abschnitte gegliederte Mundröhre anschliesst (Abb. 16). Im ersten bewimperten Abschnitt münden zahlreiche subepitheliale, mehrzellige Mucusdrüsen in die Mundhöhle. Der folgende muskulöse Teil überzieht den vorderen Pharynxbereich, läuft zur Pharynxöffnung zurück und bildet eine kleine lippenartige Falte bevor er in die Muskulatur des Schlundkopfes übergeht. Dieser liegt in Ruhestellung parallel zur Fussohle, so dass die Achse des Pharynxlumens um etwa 90° von der Mundregion verschoben ist (Abb. 16). Der kieferlose Pharynx umschliesst mit seiner Muskulatur das muskulöse Zungenpolster. Wie schon L. SCHMEKEL (1965) berichtete, besitzt P. r e c o n d i t a, wie alle Polycerella-Arten ausser B e r m u d e l l a (P. z o o b o t h r y o n), keinen erkennbaren Saugkropf.

Die dem Zungenpolster aufliegende Radulatasche schliesst eine kleine, schmale Radula ein, die sich aus 32-35 Querreihen zusammensetzt und die Formel (3)2-1-0-1-2(3) aufweist (Abb. 15). Ihre Marginalzähne sind annähernd gleich grosse Häkchen, die von der Seite gesehen eine breite Basis besitzen. Der Lateralzahn ist schmal, weist zwei kräftige Haken auf und überragt die Marginalzähne um etwa ein Drittel. Die Radula von P. r e c o n d i t a ist derjenigen anderer Polycerella-Arten ähnlich.

In den hinteren Bereich des Schlundkopfes münden seitlich zwei kleine, acinöse Speicheldrüsen. Sie liegen dem Oesophag dorso-lateral dicht an und reichen etwa bis auf die Höhe der Statocysten.

Dorsal in der Mitte des Pharynx beginnt die stark bewimperte Gaumenrinne, die in den Oesophag übergeht. Dieser zieht je nach Kontraktionsgrad geradlinig oder leicht gewunden über den vorderen Genitaltrakt hinweg nach hinten und verschwin-

det unter dem dorsalen Leberast, bevor er in den Mitteldarm führt.

Der Mitteldarm, der als Magen fungiert, unterteilt sich in zwei Abschnitte. Der vordere, ventrale Teil (Abb. 17) ist klein und völlig in die Leber eingebettet, während der hintere, dorsale Mitteldarm frei auf der Leber liegt. Die Wand des ventralen Mitteldarmabschnittes wird nahezu von den Mündungen der Mitteldarmdrüse und des Magencoecums durchbrochen, so dass sie nur noch als ventrale und dorso-laterale Rinne erkennbar bleibt. Die grosse Oeffnung des caudalen verzweigten und weitlumigen Leberastes beansprucht die ganze hintere Wand und dehnt sich seitlich bis nahe an die Mündung des Oesophags aus. Dorsal münden ein kleiner Leberast und dicht dahinter das ovale bis kugelige Magencoecum, dessen Oeffnung etwas zur linken Körperseite verschoben liegt.

Der anschliessende weitlumige Mitteldarmabschnitt steigt nach dorsal, sich zur linken Körperseite neigend, auf und geht schmaler werdend in den Enddarm über. Dieser zieht zunächst rostralwärts und biegt dann hinter dem Pharynx zur rechten Körperseite um. Sich stets verengend verläuft er aufsteigend nach hinten und mündet schliesslich dorso-median auf einer kleinen Anuspapille hinter dem Nierenporus nach aussen.

HISTOLOGIE

Der erste Mundröhrenabschnitt (Abb. 16) wird grösstenteils von zylindrischen Wimperzellen ausgekleidet. Zwischen diesen liegen vereinzelt Becherzellen sowie die Ausführgänge der subepithelialen, mehrzelligen Mucusdrüsen. Die hintere Wand in der Nähe der Mundöffnung wird hauptsächlich von Drüsenzellen aufgebaut, zwischen denen schmale bewimperte Stützzellen liegen. Die hier in die Mundröhre mündenden subepithelialen, mehrzelligen Drüsen sind tubulös. Der anschliessende Mundröhrenabschnitt besteht vorwiegend aus Ringmuskulatur. An ihr setzen die äusseren Protraktoren an, die den ganzen Pharynx vorschieben. Zwei grosse Retraktormuskeln greifen jeweils latero-ventral auf der Höhe des Zungenpolsters an. Wie bei anderen Doridiern zeigt die Pharynxwand aussen Längsmuskeln, die den Schlundkopf strecken und zusammenziehen, und eine darunter liegende Ringmuskelschicht. Ausserdem findet man bei P o l y c e r e l l a eine hohe Schicht von radiär angeordneten Muskelzellen, welche von der Ringmuskulatur zum Pharynxepithel ziehen (Abb. 16).

Der Aufbau der Radulatasche und des Odontophoren (Abb. 16) unterscheidet sich kaum von demjenigen anderer Doridier.

Das Pharynxlumen wird von einem Epithel aus kubischen Zellen ausgekleidet. Die von ihm abgesonderte Cuticula ist lediglich an der Schlundöffnung verstärkt und bildet ventral eine kammartige Erhöhung (Abb. 16), welche sich zum Radulapolster hin verliert.

Das Epithel der beiden Thyphlosolen, welche die Gaumenrinne bilden, setzt sich aus stark bewimperten kubischen Zellen zusammen. Caudal und seitlich in ihre Wand münden die schmalen Gänge der Speicheldrüsen, die wenige grosse Zellen besitzen. Der über dem basalen Kern liegende Zellabschnitt ist mit Sekret angefüllt. Dieses besteht aus sauren Mucopolysacchariden wie die Reaktion mit Alcianblau zeigt. Die engen Ausführgänge sind von einem bewimperten Plattenepithel ausgekleidet.

Der anschliessende Oesophag ist von innerer Ring- und äusserer Längsmuskulatur umgeben. Das wechselnde Aussehen des Vorderdarmepithels deutet auf rhytmische Sekretion hin. Meist ist ein Wimperepithel zu erkennen, dessen Zellen recht undeutliche Grenzen besitzen. Bei einigen Tieren stellt man jedoch starke Drüsentätigkeit fest. Das nicht färbbare Sekret sammelt sich in einer apikalen Vakuole und wird durch Abschnürung ausgestossen. Es wird vermutlich nur während des Saugens und des Einschlürfens von Zoobothryon abgegeben, da es bei Tieren, die später fixiert wurden nicht festgestellt werden konnte.

Der ventrale Mitteldarm besitzt ein einheitliches zylindrisches Wimperepithel (Abb. 17). Der dorsale Mitteldarm ist grösstenteils von einem Wimperepithel ausgekleidet, dem eine dünne Cuticula aufliegt. In seinem ventralen Bereich finden wir eine Zone mit wimperlosen Zellen. Ihnen liegt eine dickere Cuticula auf, die funktionell wahrscheinlich einem Magenschild entspricht (Abb. 18). Der dorsale Mitteldarm zeichnet sich durch besonders starke Muskulatur aus, deren Hauptanteil Ringmuskeln sind.

Der Enddarm lässt sich in zwei Abschnitte gliedern, deren Grenze bei der vorderen Biegung liegt. Wir finden im ersten Abschnitt zwei Thyphlosolen, die den Darm in einen dorsalen glatten Bereich mit kubischen Zellen und eine ventrale gefaltete Region unterteilen. Auf der Biegung des Enddarms zur rechten Körper-

seite verschwinden die Thyphlosolen allmählich. Im ganzen Enddarm konnten keine Drüsenzellen beobachtet werden. Er ist wie der Oesophag von innerer Ring- und äusserer Längsmuskulatur umgeben.

Das Magencoecum ist in dichtes Bindegewebe eingebettet, welches den dorsalen Mitteldarm mit der Leber verbindet. Der Blindsack wird von einem deutlich sichtbaren Muskelnetz umgeben. Seine wimperlosen Zellen zeigen eine ähnliche rhythmische Drüsentätigkeit wie die Oesophagzellen (Abb. 17). Mehrfach konnte im Coecum Kot beobachtet werden. Ob die Blase, wie MILLOT für J o r u n n a annimmt, Kot formt, konnte nicht festgestellt werden. Der Stiel des Coecums ist von Wimperzellen ausgekleidet (Abb. 18).

Das ausgedehnteste Verdauungsorgan stellt auch bei P o l y c e r e l l a die Mitteldarmdrüse dar, die durch starke Verzweigungen und Zottenbildung ihres Epithels eine starke Vergrösserung der Innenfläche erreicht.

Bei P o l y c e r e l l a lassen sich im Leberepithel vier Zelltypen unterscheiden. Ich folge der von L. SCHMEKEL verwendeten Nomenklatur (vgl. Tabelle 1).

A. Undifferenzierte Zellen. Meist in den Leberbuchten finden wir pyramiden- oder zylinderförmige Zellen mit basalem Kern und basophilem Plasma ohne Einschlüsse (Abb. 19).

B. Verdauungszellen. Am häufigsten sind die Verdauungszellen vertreten, die vorwiegend die Zotten aufbauen. Sie sind hoch und keulenförmig. Der basal bis zentral liegende Kern ist durch die zahlreichen Vakuolen oft verformt. Selten weisen diese Zellen einen niederen Bürstensaum auf. Die Nahrung wird von ihnen phagocytiert, was der Inhalt der Vakuolen, ganze Zellgruppen, vor allem aber die Magenzähne von Z o o b o t h r y o n beweisen (Abb. 19b), (HOERSTADIUS 1940). Als Endprodukte der intracellulären Verdauung sind grünlich-braune, färbbare kleinere und grössere Grana festzustellen, die zu morula-ähnlichen Kugeln zusammentreten können (Abb. 19c). Diese werden wie die unverdaulichen Magendentikel der Bryozoen apikal abgeschnürt. Vorwiegend apikal liegen kleine Vakuolen, die sich abschnüren und als ungefärbte Blasen im Leberlumen beobachtet werden können. Selten sind kleine Vakuolen mit granulärem Inhalt zu finden.

ZELLTYPEN	MORPHOLOGIE	MOEGLICHE HOMOLOGIE
Undifferenzierte Zellen	Kern: oval, Nucleolus klein Plasma: basophil, ohne Einschlüsse Form: zylindrisch	embryonale Zellen Autoren: keine Meinungsverschiedenheiten
Verdauungszellen	Kern: unterschiedlich gestaltet, Nucleolus klein Plasma: Nahrungs- und Verdauungsvakuolen, gelegentlich nieder Bürstensaum Form: keulenförmig	Körnerzellen (FRENZEL 1893) Cellules hépatiques (ROUSSEAU 1934) Digestive cells (GRAHAM 1938) Verdauungszellen (SCHMEKEL 1968) Sekretions-Resorptionszellen (THIELE 1953)
Sekretionszellen	Kern: kugelig, Nucleolus gross Plasma: basophil, mit kleinen Vakuolen Form: pyramidenförmig	sog. Kalkzellen (FRENZEL 1893) Xanthinocyten (ROUSSEAU 1934) lime cells (GRAHAM 1938) Sekretionszellen (SCHMEKEL 1968) Kalkzellen 1. Stadium (THIELE 1953)
Exkretionszellen	Kern: unterschiedlich gestaltet, Nucleolus klein Plasma: eosinophil, Vakuolen mit verschieden grossen Grana, die gelegentlich fehlen können, hoher Bürstensaum Form: keulenförmig	keulenförmige Fermentzellen (FRENZEL 1893) cellules vacuolaires (ROUSSEAU 1934) --- (GRAHAM 1938) Exkretionszellen (SCHMEKEL 1968) Kalkzellen 2. und 3. Stadium (THIELE 1953)

C. Sekretionszellen. Am Grunde der Leberbuchten liegen relativ niedrige Zellen, die sich meist apikalwärts verengen. Der grosse Kern liegt im unteren Zellbereich und besitzt einen grossen Nucleolus, der häufig mehrere helle, blasenartige Zonen aufweist. Kleine, apikalwärts auftretende Vakuolen deuten auf eine sekretorische Funktion der Zellen hin. In Form und Lage entsprechen sie den Sekretionszellen von T r i n c h e s i a g r a n o s a (SCHMEKEL 1968), besitzen im Gegensatz zu diesen aber keine grossen "leeren" Vakuolen.

D. Exkretionszellen. Meist neben den Verdauungszellen finden wir einen Zelltyp, der mit sehr schmaler Basis der Baselmembran aufsitzt und einen ausladenden Apex mit hohem Bürstensaum zeigt. Der Kern liegt basal bis zentral. Die zahlreichen Vakuolen erscheinen kurz nach der Nahrungsaufnahme als "leer" (Abb. 19a). Nach etwa einer halben Stunde werden kleine Granula sichtbar (Abb. 19b), die sich im Verlaufe des Verdauungscyclus vergrössern (Abb. 19c). Diese runden gelblichen Grana sind nicht färbbar; sie weisen innerhalb einer Zelle immer die gleiche Grösse auf und konnten im Kot beobachtet werden. Da die Grana anscheinend regelmässig ausgestossen werden, besitzen die Exkretzellen von P o l y c e r e l l a keine Speicherfunktion.

AUFNAHME UND WEG DER NAHRUNG

A. Beobachtungen am lebenden Tier.

Um zu ermitteln ob P o l y c e r e l l a auf eine bestimmte Bryozoen-Art als Nahrung spezialisiert ist, wurden ihr Arten aus allen drei Ordnungen vorgesetzt: B u g u l a , M o l l i n a , T u b u c e l l a r i a , S c h i z o p o r e l l a , M i c r o p o r e l l a , C e l l e p o r a , E l e k t r a (= Cheilostomata); H o r n e r a (= Cyclostomata); B o w e r b a n k i a , Z o o b o t h r y o n (= Ctenostomata). Die Beobachtungen zeigten, dass nur bei Z o o b o t h r y o n die Cystide untersucht und ausgesaugt wurden. Diese Art stellt wahrscheinlich die einzige Futterquelle dar. Sie ist von Mai bis Dezember zu finden.

Auf dieses Bryozoon gesetzt, kriecht P o l y c e r e l l a eine Weile auf den Aesten herum und heftet sich dann mit ihrem Schwanz saugnapfähnlich, eine glokkenartige Wölbung bildend, so stark fest, dass es nicht gelingt, das Tier, ohne es zu verletzen, zu lösen. Nun beginnt sich P o l y c e r e l l a aufzurichten, schlägt die Ränder der Fussohle aneinander und betastet alle in ihrem Umkreis erreichbaren Zooide mit den Fusspitzen. Bei einem geeigneten Zooid stülpt sie den Mund über das Cystid und saugt das Polypid an, um es bald wieder loszulas-

sen. Dieser Vorgang von Ansaugen und Loslassen erfolgt so lange, bis sich der Retraktormuskel vom Cystid gelöst hat und das Tier eingeschlürft werden kann. Das Lösen des Retraktormuskels wird wahrscheinlich durch gleichzeitiges Ziehen unterstützt. Durch das Festsaugen des Schwanzes an Zoobothryon leisten die Stolonen dabei den nötigen Widerstand.

Normalerweise können bei Polycerella keine Raspelbewegungen der Radula beobachtet werden. Bei schlechtem Futterangebot, wenn die meisten Polypide abgestorben sind, macht sie jedoch einige Raspelversuche, hört aber sofort wieder auf, wenn das Material nicht nachgibt. Es gelingt ihr meist nicht, mit ihren kleinen Radulazähnen die Stolonen aufzureissen, es sei denn, die Letzteren stehen kurz vor dem Aufbrechen. Die Polypide sind dann bereits gut zu erkennen und die Theke weist apikal eine brüchige, milchige Zone auf, die dem Raspeln von Polycerella nachgibt, so dass das Polypid eingesaugt werden kann. Die Radulazähne dienen also hauptsächlich als Widerhaken während der Nahrungsaufnahme und werden nur im Notfall als Raspelwerkzeug benötigt.

B. Histologische Untersuchungen.

In Ruhestellung liegen die Oeffnungen des Oesophags und des grossen hinteren Leberlappens einander gegenüber, während der Muskelmagen senkrecht dazu steht. In dieser Lage würde die Nahrung demnach in das Leberlumen gelangen, doch ändert sich diese Disposition während des Saugens. Die Speiseröhre ist nun dilatiert und stark verkürzt und zieht dadurch den Muskelmagen nach vorne, so dass ihre Oeffnungen einander gegenüber liegen (Abb. 20). Der hintere Leberlappen ist nach ventral gerichtet und seine verengte Oeffnung steht senkrecht zu Oesophag und Muskelmagen. Der Weg der Nahrung scheint auf diese Weise gesichert zu sein, denn während im Muskelmagen häufig unverdaute Polypide festgestellt werden konnten (Abb. 20), war dies im Leberlumen nie möglich. Nach der Nahrungsaufnahme befinden sich Muskelmagen, Leber und Oesophag wieder in ihrer ursprünglichen Lage. Während der Zerkleinerung des Polypids im Magen wird dieser gegen Leber und Enddarm nahezu verschlossen (Abb. 20). Auch die Mündung des Oesophags in den ventralen Magen ist verengt. Anschliessend wird der Nahrungsbrei in die Leber gepumpt, wo die Bryozoenzellen phagocytiert und intracellulär verdaut werden (vgl. S. 23). Die von den Leberzellen abgestossenen Abfallprodukte gelangen in das Magencoecum und werden von diesem in den Muskelmagen gepresst. Von hier wird der Kot mittels Wimperbewegung und peristaltischer Muskelkontraktion über

den Enddarm nach aussen befördert und kann bei lebenden Tieren als aufsteigender, rotbrauner Schleimfaden beobachtet werden.

DISKUSSION

Die Angaben über das Verdauungssystem der Polycerella-Arten beschränken sich meist auf die Radulazähne, die bei allen Arten ähnlich gestaltet sind.

Nur E. und E. MARCUS (1957) und BERGH (1883) gehen kurz auf den Bau des Darmsystems von P. c o n y n a bzw. P. e m e r t o n i ein. Die Angaben von BERGH über den Verlauf des Darmsystems und seine Gliederung stimmen weitgehend mit unseren Beobachtungen überein. Auch er gliedert den Magen in einen ventralen, von der Leber eingebetteten und in einen dorsalen, frei liegenden Abschnitt, während E. und E. MARCUS einen einheitlichen weitlumigen, vollständig von der Leber umschlossenen Magen angeben.

Widersprüchlich sind auch die Angaben über die Auskleidung des Pharynx. MARCUS kann keine Cuticula feststellen, BERGH beschreibt zwei Mandibelplatten, während der Pharynx von P. r e c o n d i t a durchgehend cuticularisiert ist.

Das Darmsystem von P. z o o b o t h r y o n (= B e r m u d e l l a) erfordert eine neue Prüfung, um vor allem abklären zu können, ob der Pharynx, dessen muskulöser Bau demjenigen von P. r e c o n d i t a ähnlich zu sein scheint, einen Saugkropf besitzt, oder ob die dorsale Wölbung nur durch Kontraktion des Schlundkopfes entsteht, wie dies gelegentlich bei P. r e c o n d i t a beobachtet werden konnte.

C I R C U L A T I O N S S Y S T E M

MORPHOLOGIE

Die Abbildung (21) zeigt das zwischen Epidermis und Muskelschlauch liegende Herz. Das Pericard bildet vor dem Kiemenbüschel eine Wölbung und dehnt sich über 1/6 der Körperlänge aus.

Die weite, von der rechten Seite des Ventrikels abgehende Aorta gabelt sich nach kurzem Verlauf in einen rostral- und einen caudalwärts ziehenden Ast. Vom vorderen, zum Pharynx führenden Gefäss zweigt eine Arterie ab, die einen Ast in die vordere Fussregion und einen in die vordere Genitalmasse sendet. Alle drei Arterien gehen in einen, die Organe dieser Regionen umgebenden Sinus über. Nahe der Gabelung der vorderen Aorta liegt dorsal die lappige Blutdrüse. Der nach hinten führende Aortenast zieht unter der Niere hinweg zur Leber, wo er sich mehrfach verzweigt und Mitteldarm- sowie Zwitterdrüse versorgt.

Zwischen Leber und Gonade sind zahlreiche Gefässe zu beobachten, die sich zu einer mächtigen, zur Kiemenbasis laufenden, Lebervene vereinigen. Von dort aus gelangt die Haemolymphe in die hinteren Blutwege der drei Kiemenäste. Da ausser mit der Lebervene, keine Verbindung mit diesen Blutwegen beobachtet wurden, wird angenommen, dass diese Vene das Blut aller übrigen Körperregionen aufnimmt. Ebenfalls nur eine Vene konnten HANCOCK und EMBLETON (1852) bei Doridiern und DREYER (1910) bei Tritoniden feststellen. RAO (1936) hingegen beobachtete bei K a l i n g a o r n a t a eine zusätzliche, aus dem vorderen Genitaltrakt kommende Vene.

Von den hinteren aufsteigenden Blutwegen fliesst das Blut durch die Kiemenlamellen in die vorderen absteigenden Blutbahnen, die schliesslich in den Aurikel münden.

Die beiden an der Basis zwischen den Kiemen ausführenden Kiemendrüsen stehen möglicherweise funktionell mit den Kiemen in Zusammenhang (Abb. 3).

HISTOLOGIE

Das zarte, einschichtige Paricardepithel besteht aus flachen Zellen. Ein gleich gebautes Epithel umgibt die Herzkammern, doch schliesst sich noch eine Bindegewebeschicht an. Sie besteht aus homogener Substanz und Fibrillenzellen. Die Herzmuskel sind, wie alle Muskeln von P o l y c e r e l l a, glatt. Ihre Zellen sind verzweigt und weisen kräftige Fibrillen auf.

Die Blutgefässe und Lakunen werden von Bindegewebe begrenzt, das, wie im Herzen, aus Grundsubstanz und Fibrillenzellen besteht.

Die Blutdrüse (Abb. 22) ist in einzelne Hohlräume unterteilt, welche von Tier zu Tier unterschiedlich viele Zellen aufweisen (Abb. 22). Da die Blutdrüsenzellen den Blutzellen entsprechen, werden sie gemeinsam behandelt.

Für die Blutzellen folge ich weitgehend der Einteilung von GEORGE und FERGUSON, die das Blut von Busycon carica, Busycon canaliculatum und Fasciolaria tulipa untersuchten.

Lymphocyten: Diese Zellen besitzen einen zentral liegenden Kern, der von homogenem Plasma umgeben ist. Sie sind in der Blutdrüse rundlich, während sie frei in der Lymphe kurze Fortsätze zeigen (a). Kleine kugelige Zellen, mit wenig Plasma, sind selten (b). Aus solchen Lymphzellen entwickeln sich nach George und Ferguson die übrigen Blutzellen.

Macrophagen: Diese Zellen sind in der Blutdrüse weniger zahlreich als in der Haemolymphe vertreten. Durch verschiedenartige Einschlüsse sowie unterschiedliche Form und Grösse, besitzen sie ein sehr variables Aussehen. Vereinzelt werden Zellen mit zentralem Kern beobachtet, deren Plasma mehrere Vakuolen mit sich färbendem Inhalt einschliesst (c). Andere besitzen eine Vakuole, welche einen eosinophilen oder einen nicht färbbaren Inhalt aufweisen kann (d). Am häufigsten sind spindelförmige Zellen von verschiedener Grösse mit wenigen Pseudopodien. Ihr Plasma schliesst kleine eosinophile Grana von regelmässiger Grösse ein. Daneben sind häufig grössere gelbliche Grana zu finden, die auch zu einer Kugel zusammentreten können (e).

Eosinophile Amoebocyten: Diese sehr selten auftretenden Zellen weisen im Gegensatz zu den von George und Ferguson beschriebenen "eosinophilic granular cells" keinen granulären Inhalt auf, besitzen aber wie diese einen kleinen sich stark färbenden Kern. Ihr eosinophiles Plasma schliesst kleine Vakuolen ein, deren Inhalt nicht gefärbt werden konnte (f).

Die Kiemen zeigen rostral und caudal verschieden gebaute Epithelien. Das Epithel der hinteren Kiemenwand und der Kiemenlamellen ist niedrig, so dass der Gasaustausch erleichtert wird (Abb. 23). Die zahlreichen Wimperzellen sorgen zudem für einen ständigen Wasserstrom, der immer neues sauerstoffreiches Wasser heranführt. Ausserdem sind einige kugelige Drüsenzellen zu beobachten, deren Vakuole nahezu die ganze Zelle einnimmt. - Das Epithel der vorderen Kiemenwand ist etwa doppelt

bis dreimal so hoch wie das der hinteren (Abb. 23) und zeigt den gleichen Aufbau wie die Epidermis der übrigen Körperwand. Die nicht retraktilen Kiemen werden bei Gefahr an den Körper gelegt, so dass sie vollkommen von dem drüsigen Epithel bedeckt sind. Das Kiemenepithel, dem eine dünne Muskelschicht anliegt, ist gleichzeitig die Begrenzung des Kiemensinus. Die Wände der Kiemenwege, vor allem der Lamellen, werden durch Bindegewebszellen verbunden. Am vorderen Rand des aufsteigenden Blutweges laufen Kiemenmuskeln, am hinteren Rand des absteigenden Blutweges ein kräftiger Nerv bis zur Kiemenspitze.

Die an der Basis zwischen den Kiemenästen liegenden Kiemendrüsen (s. Abb. 3) weisen hohe schmale Zellen mit zahlreichen Vakuolen auf. Ihr Inhalt ist lichtbrechend aber nicht färbbar. Zwischen den Drüsenzellen liegen bewimperte Stützzellen. Der Drüsengang besitzt kubische Wimperzellen und wird von Längsmuskelfasern und Bindegewebe umgeben (Abb. 24). Die Aufgabe dieser Drüsen ist noch ungeklärt.

E X K R E T I O N S S Y S T E M

MORPHOLOGIE

Bereits HANCOCK (1964) stellte eine sehr unterschiedliche Ausdehnung der Doridierniere fest, die verzweigt oder unverzweigt die gesamte Leber oder nur einen Teil dieser Drüse bedecken kann.

Der Nierensack von P o l y c e r e l l a r e c o n d i t a ist unverzweigt, sitzt dem Vorderende der Leber auf und reicht bis hinter den dorsalen Mitteldarm (Abb. 25). Von seinem hinteren Abschnitt geht auf der rechten Seite der reno-pericardiale Gang ab und mündet in den hinteren Abschnitt des Pericards. Medio-dorsal führt der kurze Ureter weg und steigt zu dem vor dem Anus liegenden Nierenporus auf.

HISTOLOGIE

Das einschichtige Nierenepithel zeigt nur wenige Falten, so dass Anastomosen selten anzutreffen sind. Seine Zellen sitzen mit breiter Basis der Basalmembran auf und sind apikal abgerundet. Ein grosser Kern liegt im unteren Zellbereich.

Der apikale Zellabschnitt weist unterschiedlich grosse Vakuolen auf, deren Inhalt meist farblos erscheint. Bei wenigen Tieren enthalten sie vereinzelt grössere rundliche Körner, die eine PAS-pos. Reaktion zeigen, während der apikalen Zellwand kleine Alcianblau-pos. Grana anhaften. Frei im Nierenlumen wurden keine Körner beobachtet. Bei einem osmium-fixierten Tier konnten kleine osmiophile Grana festgestellt werden, die am Rande der grossen Vakuolen der Nierenzellen liegen (Abb. 25). Im Nierenlumen dieses Tieres wurde eine schwach osmiophile, homogene Substanz gefunden.

Zum Ureter hin werden die Nierenzellen kleiner und gehen dann in die kubischen unbewimperten Zellen dieses Ganges über (Abb. 25). Dem Nierensack liegen die bindegewebigen Gefässwände an, in denen zahlreiche Fibrillen liegen. Der Ureter und der reno-pericardiale Gang sind von circulär angeordneten Muskelzellen und dichtem Bindegewebe umgeben.

Der reno-pericardiale Gang (Abb. 25) ist vom Nierenausgang an etwa zu 2/3 mit Nierenzellen ausgestattet, die sich nur durch ihre geringere Grösse von den Zellen des Nierensackes unterscheiden. Erst in Pericardnähe sind die für diesen Kanal typischen kubischen Zellen anzutreffen, die lange, zur Niere gerichtete Wimperflammen tragen.

Zusammenfassung

- Polycerella recondita ist auf Zoobothryon (Bryozoon: Ctenostomata) in ruhigem Küstengewässer im Golf von Neapel zu finden. Sie tritt in grosser Zahl während des Monats August, im Herbst weniger zahlreich, auf und ist Ende Dezember nicht mehr zu finden.

- Integument, Nervensystem, Sinnesorgane, Genitalsystem, Verdauungssystem, Circulationssystem und Exkretionssystem von P. recondita wurden histologisch und morphologisch untersucht.

- Im Zusammenhang mit dem Genitalsystem wurde der Weg der Spermien und Oocyten anhand von histologischen Schnittpräparaten verfolgt. Die Meiose der Oocyten ist bei der Besamung in der Befruchtungstasche angeschlossen.

- Bei unserem kleinsten Exemplar (1,3 mm) besteht keine Verbindung zwischen dem vorderen (ektodermalen) und dem hinteren (mesodermalen) Teil des Genitalapparates. Der sich entwickelnde Ovidukt zeigt noch keine Differenzierung. Vagina und Vas deferens hingegen sind ausgebildet und lassen sich in ihre Abschnitte gliedern.

- Futterversuche zeigten, dass Polycerella auf das Bryozoon Zoobothryon als Nahrung spezialisiert ist.

- Die Nahrungsaufnahme erfolgt durch Ansaugen und Loslassen des Polypides, bis sich dessen Retraktormuskel gelöst hat. Die Radulazähne dienen dabei als Widerhaken und werden nur in Ausnahmefällen als Raspelwerkzeug benutzt.

- Der Nahrungsweg wird beschrieben.

- Magenzähne von Zoobothryon in den Vakuolen der Verdauungszellen der Leber weisen auf eine intracelluläre Verdauung hin.

L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

ALAPHILIPPE, F., 1955: Altérations des spermatozoides dans la poche copulatrice, chez Planorbis corneus (L). C.R.Acad.Sci. Paris 241, 1225-1227.

ALDER, J. und HANCOCK, A., 1845-1855: A monograph of the british nudibranchia mollusca. The Ray Society London, parti I-VII.

BABA, K., 1937: Contribution to the knowledge of a nudibranch, Okadaia elegans Baba. Jap.J.Zool., 7, 147-190.

BALCH, F.N., 1901: List of marine mollusca of Goldspring Habor, Long Island, with discriptions of one new Genus and two new species of nudibranchs. Proc. Boston Soc.Nat.Hist., 29, 133-162.

BERGH, R., 1879: Beiträge zu einer Monographie der Polyceraden I, Verh.Zool. Bot.Ges. Wien, 29, 599-652.

--- 1880: Beiträge zu einer Monographie der Polyceraden II, Verh.Zool. Bot.Ges. Wien, 30m 629-668.

--- 1883: Beiträge zu einer Monographie der Polyceraden III, Verh. Zool.Bot.Ges. Wien, 33, 135-188.

DIJGRAAF, S. und HESSELS, H.G.A., 1969: Ueber Bau und Funktion der Statocyste bei der Schnecke Aplysia limacina. Z.vergl.Physiol., 62, 38-60.

DREYER, Th.F., 1910: Ueber das Blutgefäss- und Nervensystem von Aelidida und Tritonidae. Z.wiss.Zool., 96, 373-418.

EAKIN, R.M., WESTFALL, J.A. und DENNIS, M.J., 1967: Fine structure of the eye of a nudibranch mollusc, Hermissenda crassicornis, J.Cell.Sci., 2, 349-357.

FRENZEL, J., 1893: Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken II. Nova Acta Caes. Leop.-Carol., Deutsch.Akad.d.Naturforsch., 60, 317-408.

GEORGE, W.C. und FERGUSON, I.N., 1950: The blood of gastropod molluscs. J.Morph., 86, 315-424.

GRAHAM, A., 1938: The structure and function of the alimentary canal of the aeolid molluscs with the discussion on their nematocysts. Trans. R.Soc. Edinburgh, 59, 267-307.

HANCOCK, A., 1864: On the structure and homologies of the renal organ in the nudibranchiate mollusca. Trans.Linn.Soc. London, 477-510.

HANCOCK, A. und EMBLETON, D., 1852: The anatomy of Doris. Phil.Trans. 207-252.

HANSTROEM, B., 1930: Zur vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Opisthobranchier. Z.Morph.Oekol., 16, 101-112.

HOERSTADIUS, G. und S., 1940: Untersuchungen über die Eiweissverdauung in vivo und in vitro bei einigen Gastropoden. Pubbl.Staz.Zool. Napoli, 18, 152-249.

MARCUS, E. und E., 1957: On the opisthobranchia from Brazil (2). J.Linn.Soc. London, 43, 390-486.

MERTON, H., 1914: Untersuchung über die Hautsinnesorgane der Mollusken. Abh. Senckenbergh Naturf.Ges., 36, 449-473.

MILLOT, N., 1937: On the morphology of the alimentary canal, process of feeding and physiology of digestion of the nudibranch mollusc Jorunna tormentosa (Cuvier). Phil.Trans.R.Soc.London,B., 228, 173-217.

ODHNER, N., 1941: New polycerid nudibranchiate mollusca and remarks on this family. K.Vet.O.Vitterh.Samh.Handl.F.6 Ser.B., 1, 1-20.

PELSENEER, P., 1894: Recherches sur divers Opisthobranches. Mém.Cour.Acad. Ray,Sci. Belg., 53, 1-157.

POHL, H., 1905: Ueber den feinern Bau des Genitalsystems von Polycera quadrilineata. Zool.Jb.Anat., 21, 437-452.

RAO, K.V., 1936: The morphology of Kalinga ornata (Ald. & Han.) Rec.Ind.Mus., 38, 41-79.

ROUSSEAU, CH,, 1934: Sur la structure d'épithélium hépathique des Eolidiens. C.R.Acad.Sci., 198, 677-679.

SCHMEKEL, L., 1965: Die Gattung Polycerella im Mittelmeer. Pubbl.Staz.Zool. Napoli, 34, 226-234.

--- 1967: Elekronenmikroskopische Untersuchungen über die Struktur und die Entwicklung der Epidermis von Trinchesia granosa. Z.Zellforsch., 77, 95-114.

SCHMEKEL, L. und WECHSLER, W., 1968 a: Feinstruktur der Mitteldarmdrüse (Leber) von Trinchesia granosa. Z.Zellforsch., 84, 238-268.

--- 1968 b: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Cerebro-Pleural-Ganglien von Nudibranchiern. I. Nervenzellen. Z.Zellforsch., 89, 112-132.

SCHOENENBERGER, N., 1969: Beiträge zur Entwicklung und Morphologie von Trinchesia granosa (Schmekel). Pubbl.Staz.Zool.Napoli, 37, 236-292.

SCHWALBACH, G., LICKFELD, K.G. und HAHN, M., 1963: Der mikromorphologische Aufbau des Linsenauges der Weinbergschnecke (Helix pomatia). Protoplasma, 56, 242-273.

SMALLWOOD, W.M., 1910: Notes on hydroids and nudibranchs of Bermuda. Proc. Zool.Soc.London, 1, 137-145.

--- 1912: Polycerella zoobothryon (Smallwood). Proc. Amer. Acad. Arts.Sci., 47, 609-630.

STORCH, V. und WELSCH, U., 1969: Ueber Bau und Funktion der Nudibranchier Rhinophoren. Z.Zellforsch., 97, 528-536.

TARDY, J., 1967: Organogenèse de l'appareil génital du mollusque nudibranche Aeolidiella alderi. C.R.Acad.Sc. Paris, 265, 2013-2014.

--- 1967: Régénération de la gonade après castration chirurgial chez quelques Aeolididae. C.R.Seances Soc.Biol., 161.

THIELE, G., 1953: Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau und die Funktion der Mitteldarmdrüse einheimischer Gastropoden. Z.Zellf., 38, 87-138.

THOMPSON, T.E., 1959: Defensive acid-secretion in marine slugs and snail. The New Scientist, 8, 414-416.

--- 1960 a: Defensive acid-secretion in marine gastropods. J. Mar.Biol.Ass.U.K., 39, 115-122.

--- 1960 b: Defensive adaptions in opisthobranche. J.Mar.Biol. Ass.U.K., 39, 123-134.

--- 1966: Studies on the reproduction of Archidoris pseudoargu. Philos.Trans.R.Soc. London, sect.B., 250, 343-374.

VERILL, A.E., 1880: Notice of recent additions to the marine Invertebrata of the north eastern coast of America, with description of new Genera and Species and critical remarks on others. Proc.Unit. States Nat.Mus., 3, 356-405.

Abb. 1 P o l y c e r e l l a r e c o n d i t a (SCHMEKEL) (Zeichnung ILONA RICHTER, mit freundlicher Genehmigung der Arbeit von L. SCHMEKEL 1965 entnommen)

Abb. 2 Sagittalschnitt durch die Schwanzregion

Abb. 3 Querschnitt durch P o l y c e r e l l a in Höhe der Kiemen

Abb. 4 oben: Schlundring, unten: Ganglienzellen

Abb. 5 oben: Sagittalschnitt durch Auge und Augenganglion
mitte: Schnitt durch die Statocyste
unten: Sinnesepithel der Rhinophoren

Abb. 6 Genitalsystem einer adulten P o l y c e r e l l a, dorsale Aufsicht (Genitalsystem wurde leicht gedehnt. Das Tier ist daher etwas zu lang gezeichnet).

Abb. 7 Diagramm der vorderen Genitalmasse (drüsiger Ovidukt aufgeschnitten)

Abb. 8 Vagina und Ovidukt, oben: schematischer Frontalschnitt der Vagina; mitte: Vaginalepithel, A erster und B zweiter Vaginaabschnitt vom Gonoporus her gesehen; unten: Epithelien des drüsigen Oviduktes, A Eiweissdrüse, B erster und C dritter Mucusdrüsenabschnitt

Abb. 9 Genitalsystem einer P o l y c e r e l l a von 1,3 mm Länge, dorsale Aufsicht

Abb. 10 Schnitte durch den sich bildenden ektodermalen Zwittergang (P o l y c e r e l l a 1,3 mm, Beschreibung siehe Text)

Abb. 11 Zwitterdrüse, A sich bildende ♀ Acini (P o l y c e r e l l a 1,8 mm) B ♀ Acinus eines adulten Tieres, der nicht vollständig vom ♂ Tubulus getrennt ist, C Acinusstiel eines adulten Tieres

Abb. 12 Prostataepithel, A erster und B zweiter Abschnitt der Postata vom ♂-Gang gesehen

Abb. 13 Penis, oben: Schema eines Längsschnittes durch die Penisregion; unten: Querschnitte durch die oben angegebenen Regionen I-IV

Abb. 14 Darmsystem, dorsale Aufsicht

Abb. 15 vier Reihen der Radula

Abb. 16 Pharynx, oben: Sagittalschnitt; unten: Querschnitt durch die vordere Pharynxregion

Abb. 17 links Epithel des Magencoecums; rechts: Querschnitt durch den ventralen Mitteldarm mit angeschnittenem Magencoecum

Abb. 18 Dorsaler Mitteldarm mit stark cuticularisierter Zone und mit Magencoe

Abb. 19 Leberepithel, A vor der Nahrungsaufnahme; B während der intracellulären Verdauung; C Abschluss der intracellulären Verdauung und Abschnürung der Exkreta

Abb. 20 Stellung des Darmkanals während des Ansaugens eines Polypids von Z o o b o t h r y o n (oben), und nach der Nahrungsaufnahme (unten) Sagittalschnitte

Abb. 21 Circulationssystem (grosses Bild) und Darstellung des Grössenverhältnisses des Herzens zur Körperlänge (kleines Bild)

Abb. 22 A Ausschnitt aus der Blutdrüse; B Blutzellen: a-b Lymphocyten, c-e Macrophagen; f eosinophiler Amoebocyt

Abb. 23 oben: Epidermis; unten: Längsschnitt durch eine Kiemenlamelle (rechts = rostral)

Abb. 24 Längsschnitt durch eine Kiemendrüse (Ausschnitt)

Abb. 25 Niere, oben: Niere und Herz (Seitenansicht); mitte: Nierenepithel A nach Fix. DaFano und B nach Fix. OsO_4; unten: links Ureterepithel und rechts Epithel des renopericardialen Ganges

A = Anus

♀ AC = ♀ Acinus

ACS = Acinusstiel

AM = Ampulle

AO = Aorta

AU = Augenganglion mit Auge

B = Buccalganglion

b_{1-4} = Buccalnerven

BA = Bakterien

BD = Blutdrüse

BE = Basalepithel

BFG = Befruchtungsgang

BFT = Befruchtungstasche

BG = Bindegewebe

BGW = Blutgefässwand

BL = Basallamelle

BLZ = Blutzellen

BM = Basalmembran

BRZ = Bryozoenzellen

BS = Blutsinus

BSA = Bürstensaum

BZV = Basophile Zellen der Vagina

C = Cornea

c_{1-7} = Cerebralnerven

CE = Cerebralganglion

CH = Chemorezeptoren

CU = Cuticula

CZ = Cuticulazellen

DE = Deckenepithel

DG = Drüsengang

DMA = Dorsaler Mitteldarmabschnitt

DZ = Drüsenzelle

DZH = Drüsenzelle mit homogenem Inhalt

E = Epidermis

ED = Eiweissdrüse

EDZ = Eiweissdrüsenzelle

M = Muskulatur

MC = Magencoecum

MD = Mucusdrüse des Oviduktes
I., II., III. Abschnitt

MDD = Mitteldarmdrüse

MDR = Mucusdrüse

MDZ = Mucusdrüsenzelle

MGZ = mittelgrosse Ganglienzelle

MM = Muskelmagen

MPS = muskulöse Penisscheide

MS = Muskelschlauch

MVL = Mündung des vorderen Leberlappens

MZ = Marginalzahn

MZB = Magenzahn der Bryozoen

N = Niere

NE = Nerv

NP = Nierenporus

NZ = Nierenzelle

OB = Odontoblasten

OC = Ovocyten

OE = Oesophag

OP = Odontophor

OSG = osmiophile Grana

OV = Ovidukt

P = Penis

PA = Pedalarterie

PB = Pigmentbecher

PC = Pericard

PE = Pedalganglion

PES = Penisstacheln

PH = Pharynx

PHE = Pharynxepithel

PK = Pedalkommissur

PL = Pleuralganglion

pl_1 = Pleuralnerv

PLF = Plasmafortsatz

PN = Pedalnerv

PPK = Pedalkommissur

ENDD = Enddarm

EXK = Exkret

EXZ = Exkretionszellen

F = Follikelzellen

FE = Fussepithel

FZ = Fibrillenzellen

GA = Genitalarterie

GE = Genitalganglion

GGZ = grosse Ganglienzelle

GP = Genitalporus

GRE = Gaumenrinnenepithel

GRZ = Granazelle

GZ = grosse Zelle

H = Herz

HL = hinterer Leberlappen

HM = Hautmuskel

HMS = Hautmuskelschlauch

HV = helle Vakuolen

HZ = helle Drüsenzelle

K = Kiemen

KA = Kopfarterie

KAP = Kapsel

KDR = Kiemendrüse

KDZ = Kiemendrüsenzelle

KE = Keimepithel

KGZ = kleine Ganglienzelle

KI = Kiemenlamelle

KL = Kleinganglion

KM = Kiemenmuskel

KS = Kiemensinus

KZ = kleine Zelle

L = Ligament

LA = Labialganglion

LLH = Ligament der Leibeshöhle

LM = Längsmuskel

LV = Lebervene

LZ = Lateralzahn

PR = Prostata

PS = Penisscheide

PZ = Pigmentzelle

RAM = Radiärmuskel

RB = Reste von Bryozoen

RET.M = Retraktormuskel

RGZ = Riesenganglionzelle

RH_{1+2} = Rhinophorenganglien

RM = Ringmuskel

RMM = Ringmuskulatur der Mundröhre

RPG = renopericardialer Gang

RPZ = Renopericardzelle

RZ = Radulazahn

S = Stützzelle

SC = Spermatocyten

SD = subepitheliale Drüsen

SEZ = Sekretionszellen

SM = Schwanzmuskel

SP = Spermien

SPC = Spermatocyste

SPCG = Spermatocystengang

SPD = Speicheldrüse

SPH = Sphincter

SPT = Spermatothek

SPTG = Spermatothekengang

ST = Statocyste

STL = Statolith

SZ = Sinneszelle

♂ TUB = ♂ Tubulus

TY = Typhlosolis

U = Ureter

UZ = undifferenzierte Zelle

V = Visceralganglion

V_{1-2} = Visceralnerven

VA = Vagina

VAS = Vaginalscheide

VD = Vas deferens

VF = Vestibulum feminile

VIA = Visceralarterie

VL = vorderer Leberlappen

VM = ventraler Magen

VS = Visceralschlinge

VSZ = vakuolisierte Sinneszellen

VZ = Verdauungszelle

VZV = Vakuolenzelle der Vagina

W I,II = Wimpergang I und II

WE = Wimperepithel

WEM = Wimperepithel der Mundröhre

WZ = Wimperzelle

ZW = Zwittergang

ZWE = extodermaler Zwittergang

ZWM = mesodermaler Zwittergang

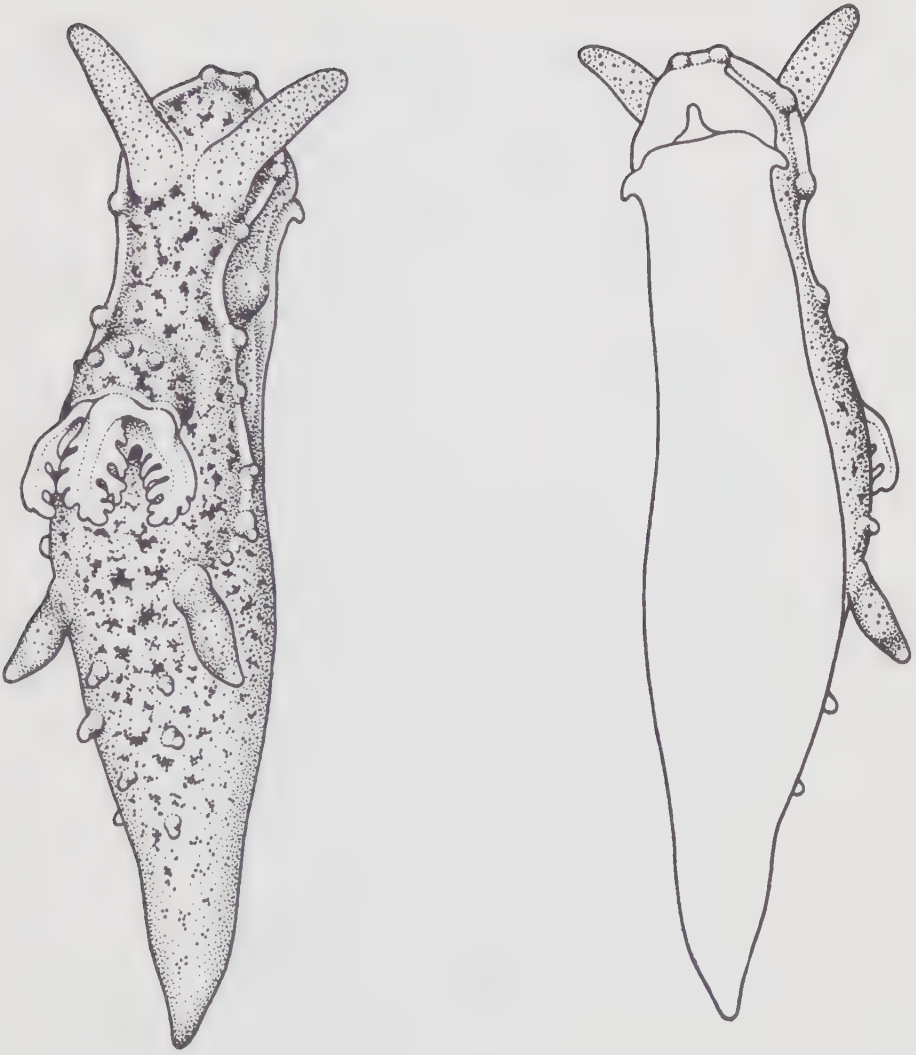
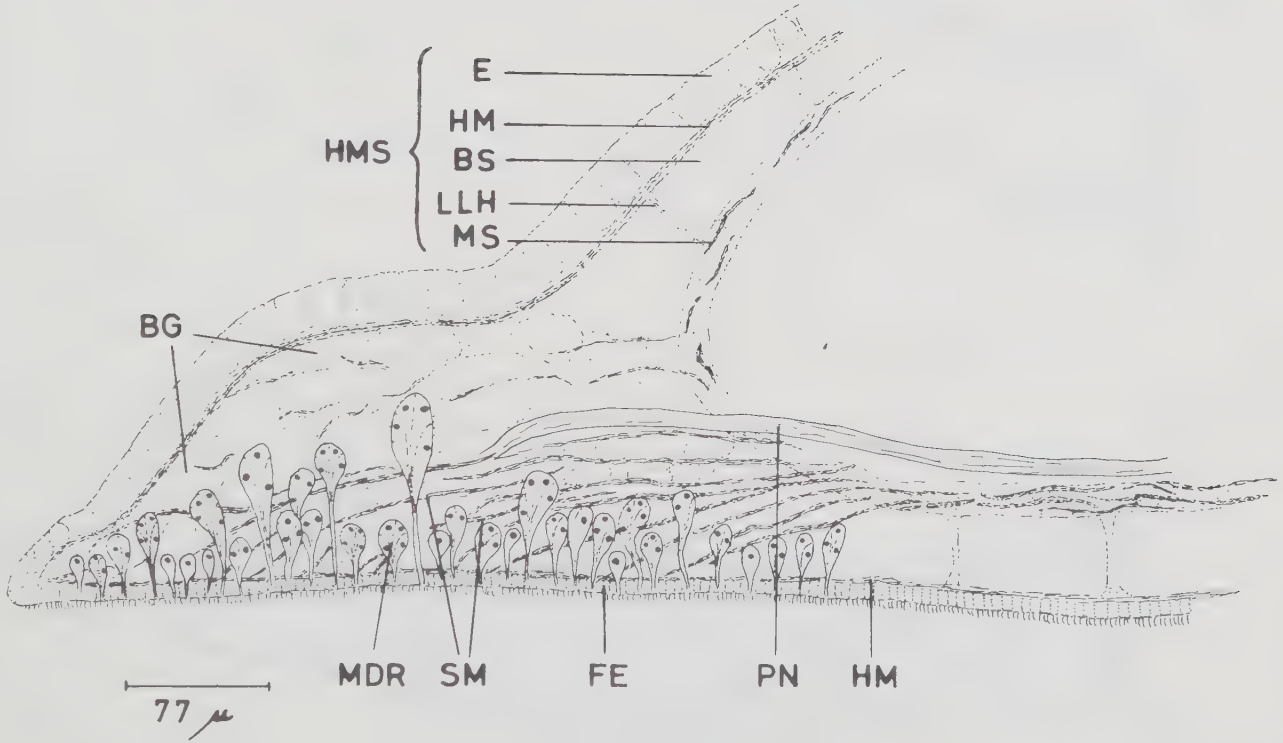


Abb. 1

Abb. 2



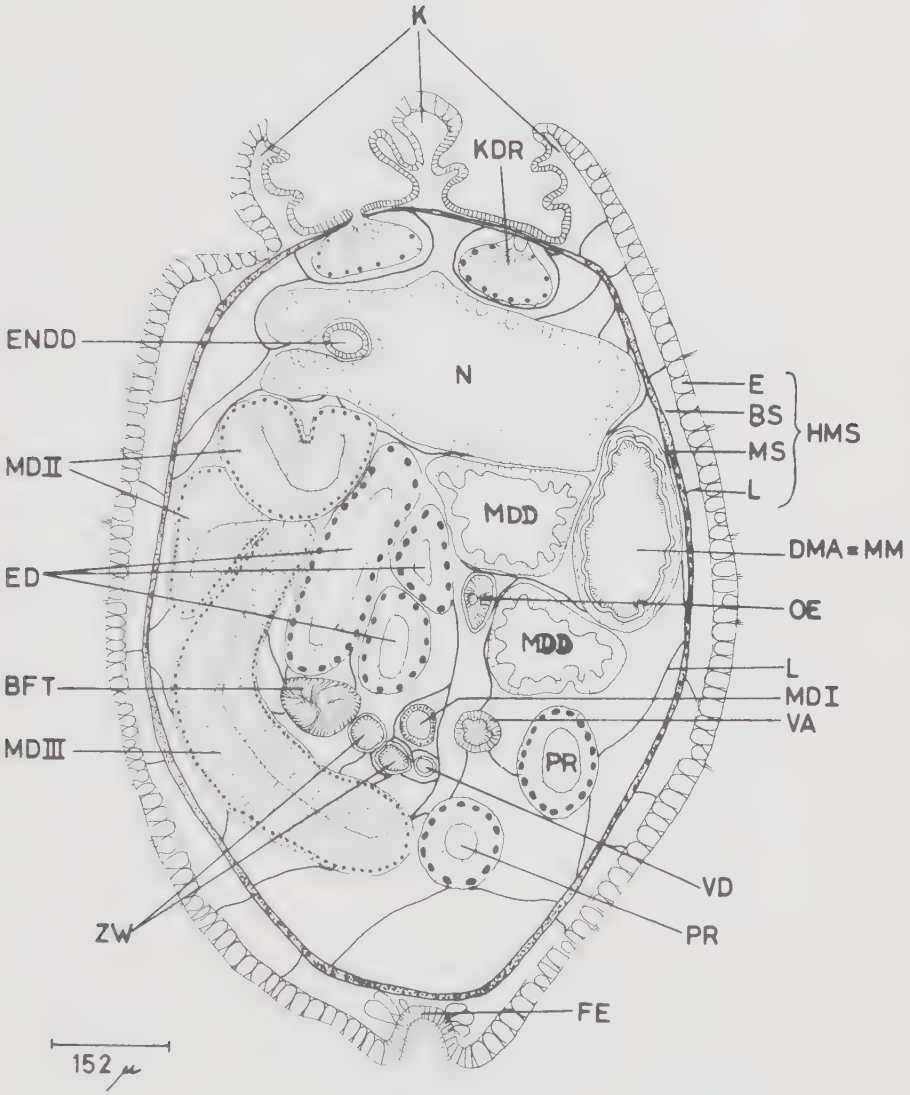
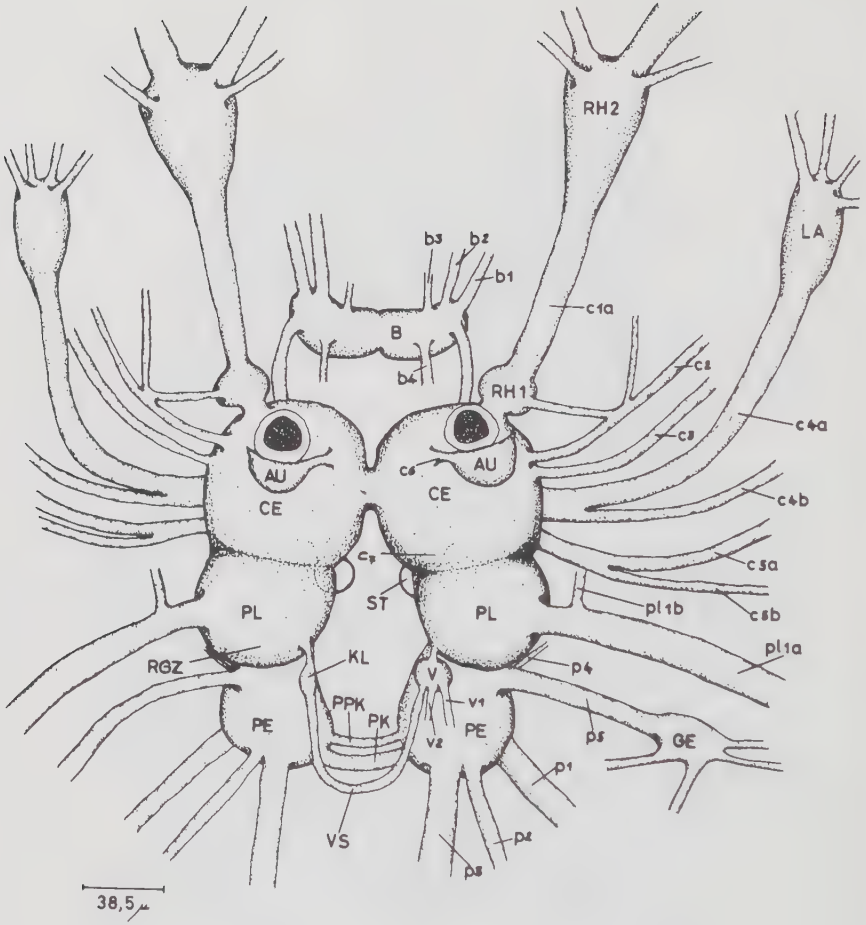
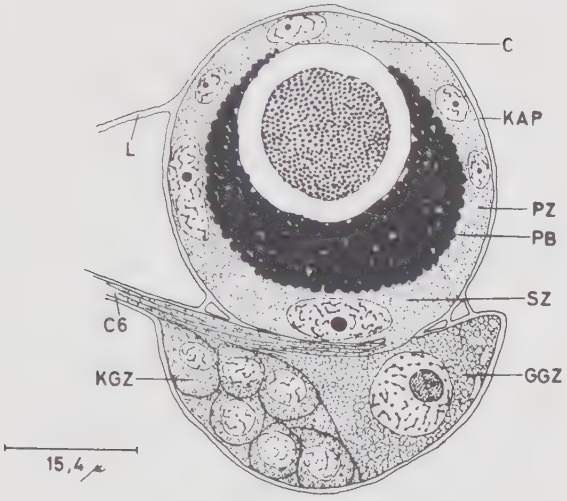

K
KDR
ENDD
N
E
BS
MS
L
HMS
MDII
MDD
DMA = MM
ED
OE
MDD
L
BFT
MDI
VA
MDIII
PR
VD
ZW
PR
FE
152 µ

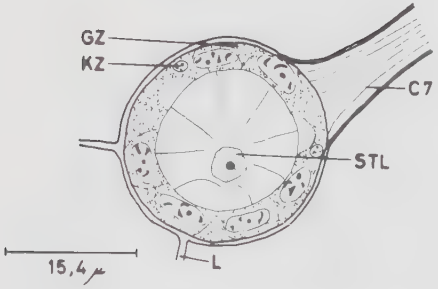
Abb. 3


RH2
LA
b3
b2
b1
c1a
B
b4
RH1
c2
c3
c4a
AU
c6
AU
CE
CE
c4b
c5
c5a
PL
ST
PL
pl1b
c5b
pl1a
RGZ
KL
V
p4
PPK
PK
v1
v2
PE
PE
p5
GE
p1
VS
p2
p3
38,5 µ

RGZ
GGZ
MGZ
KGZ
15,4 µ

Abb. 4


C
KAP
L
PZ
PB
SZ
C6
KGZ
GGZ
15,4 µ


GZ
KZ
C7
STL
15,4 µ
L

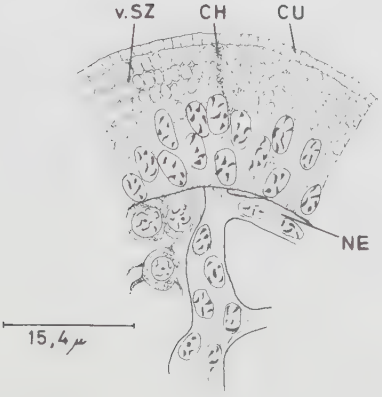

v.SZ
CH
CU
NE
15,4 µ

Abb. 5

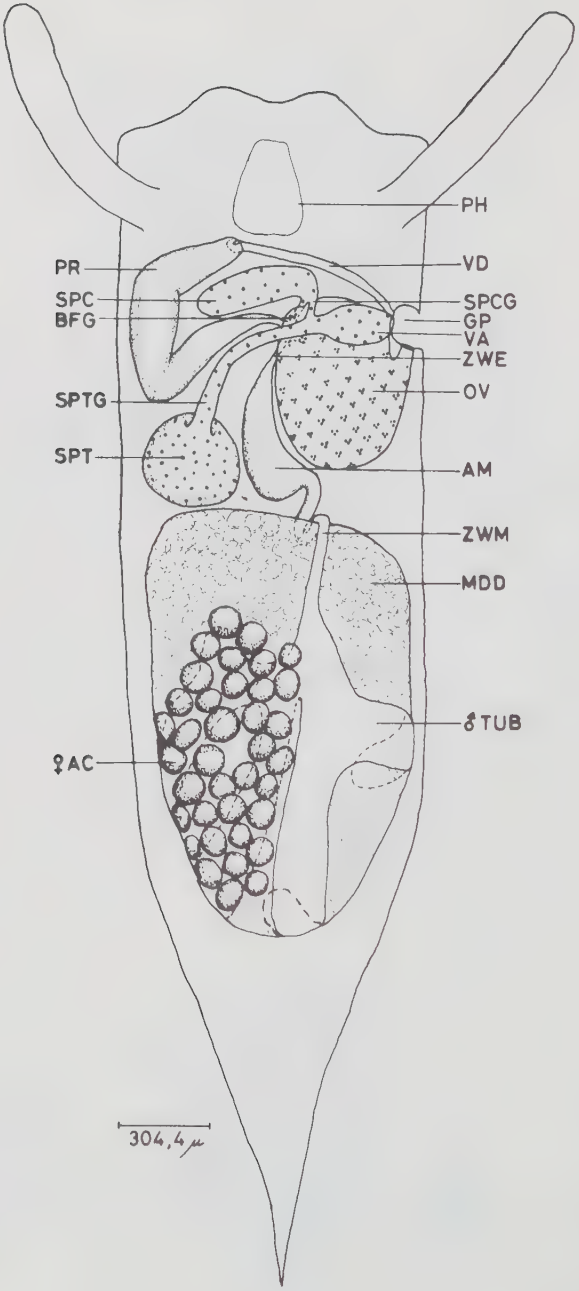

PH
VD
PR
SPC
BFG
SPCG
GP
VA
ZWE
OV
SPTG
SPT
AM
ZWM
MDD
♂TUB
♀AC
304,4 µ

Abb. 6

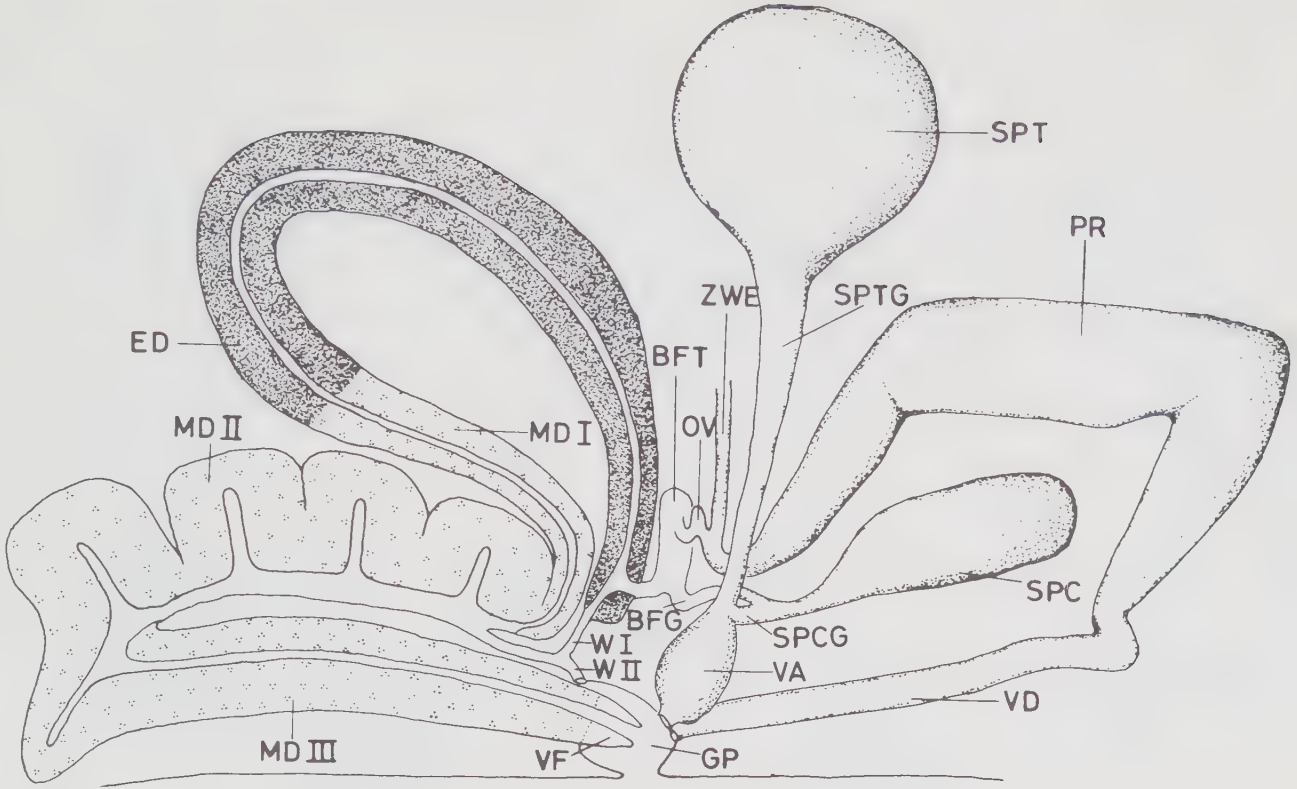
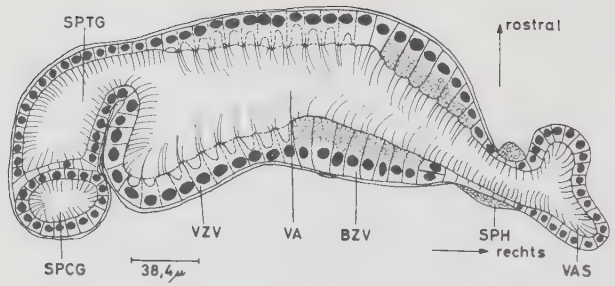
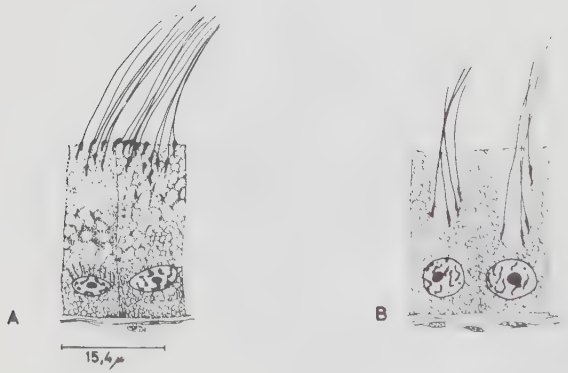

SPT
PR
ZWE
SPTG
ED
BFT
MD II
MD I
OV
SPC
BFG
SPCG
WI
WII
VA
VD
MD III
VF
GP

Abb. 7


SPTG
rostral
VZV
VA
BZV
SPH
rechts
SPCG
38,4µ
VAS


A
15,4µ
B

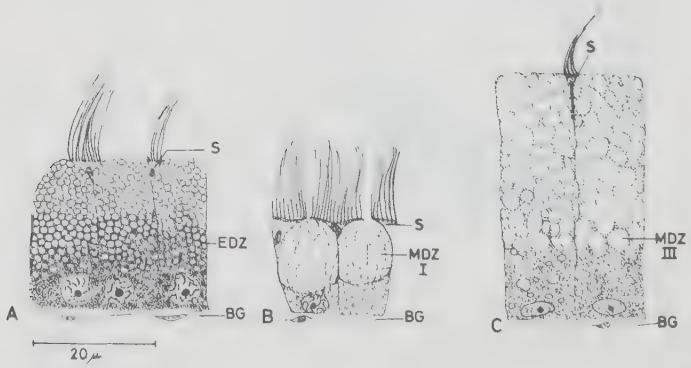

S
EDZ
A
BG
20µ
S
MDZ
I
B
BG
S
MDZ
III
C
BG

Abb. 8

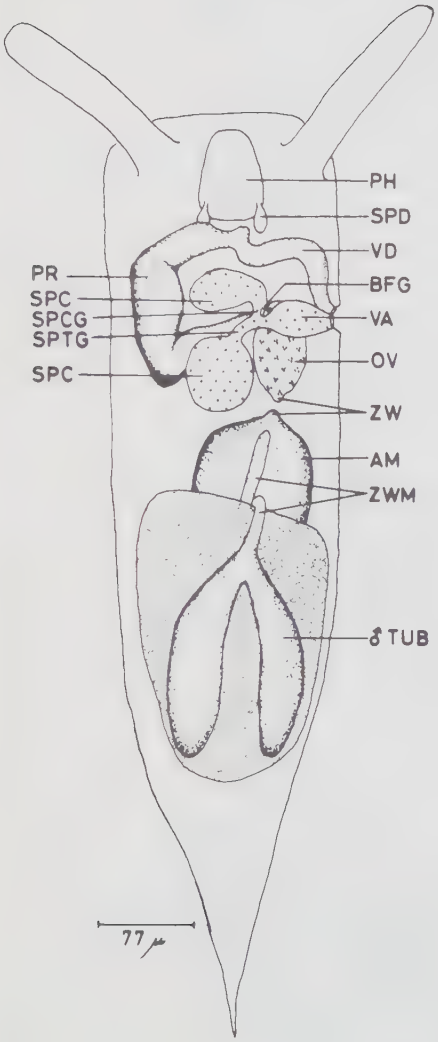
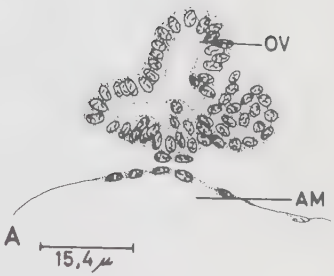
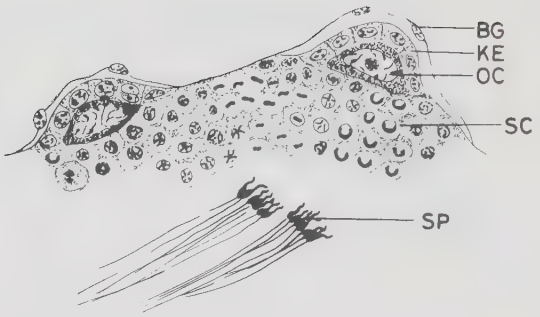

PH
SPD
VD
BFG
VA
OV
ZW
AM
ZWM
♂TUB
PR
SPC
SPCG
SPTG
SPC
77 µ

Abb. 9


OV
AM
A
15,4 µ

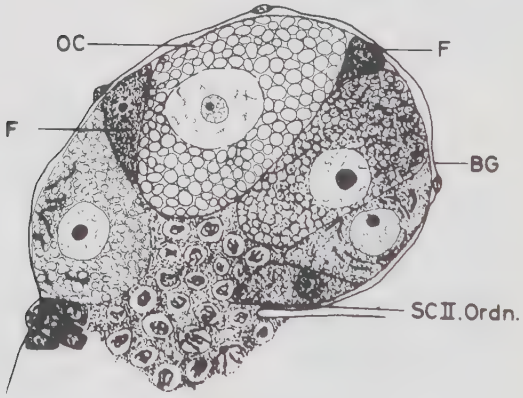
OV
ZWE
AM
B

Abb. 10



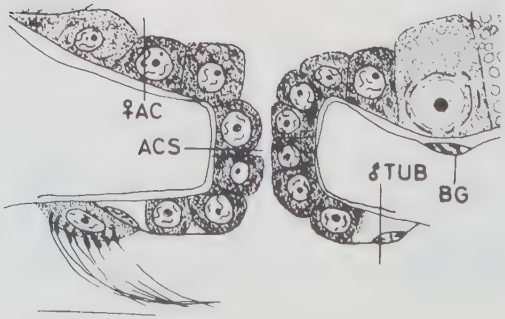
A

15,4µ



B

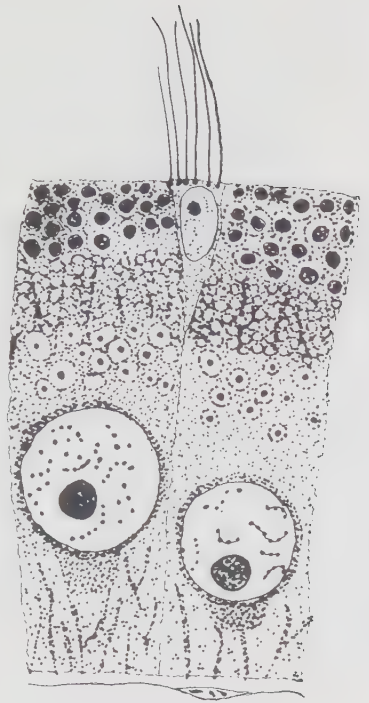
15,4µ



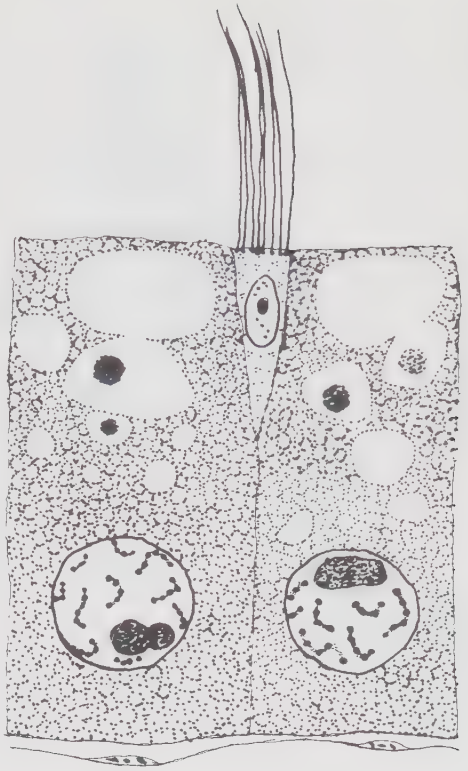
C

15,4µ

Abb. 11



A



B

15,4 µ

Abb. 12

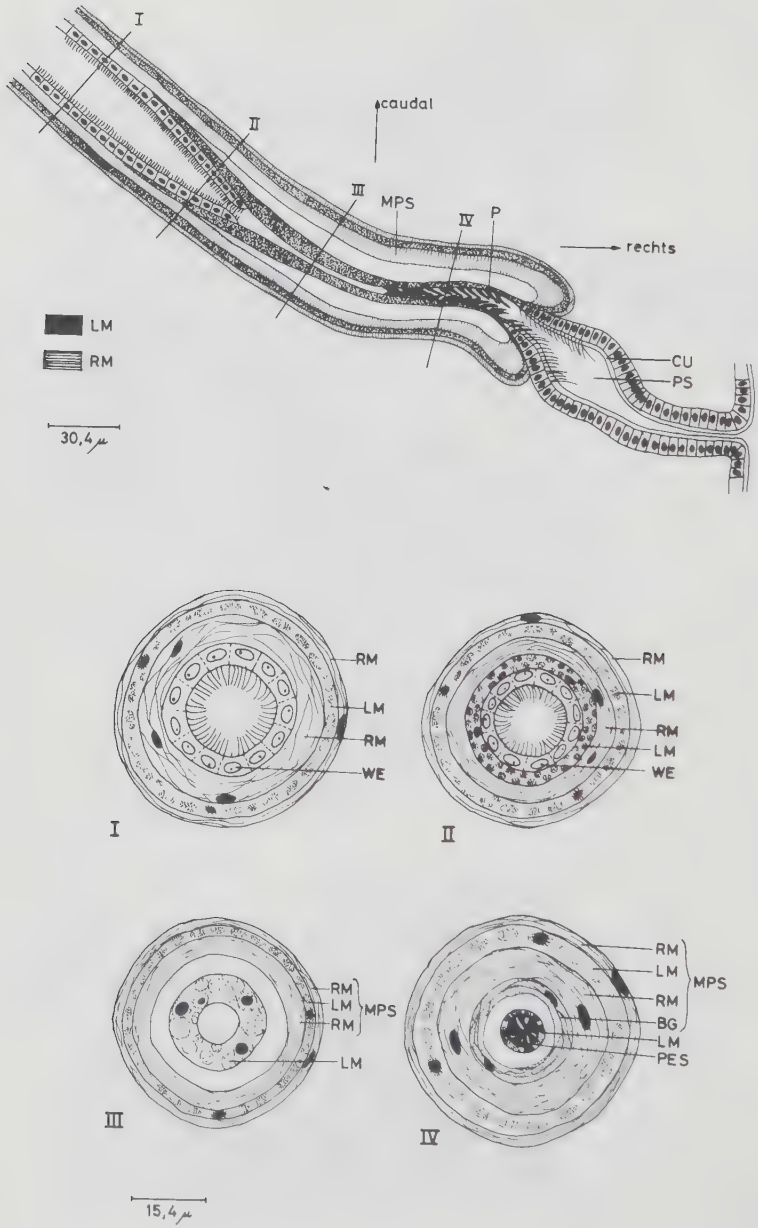

I
II
caudal
III
MPS
IV
P
rechts
LM
RM
CU
PS
30,4 µ
RM
LM
RM
WE
I
RM
LM
RM
LM
WE
II
RM
LM
MPS
RM
BG
LM
PES
III
IV
15,4 µ

Abb. 13

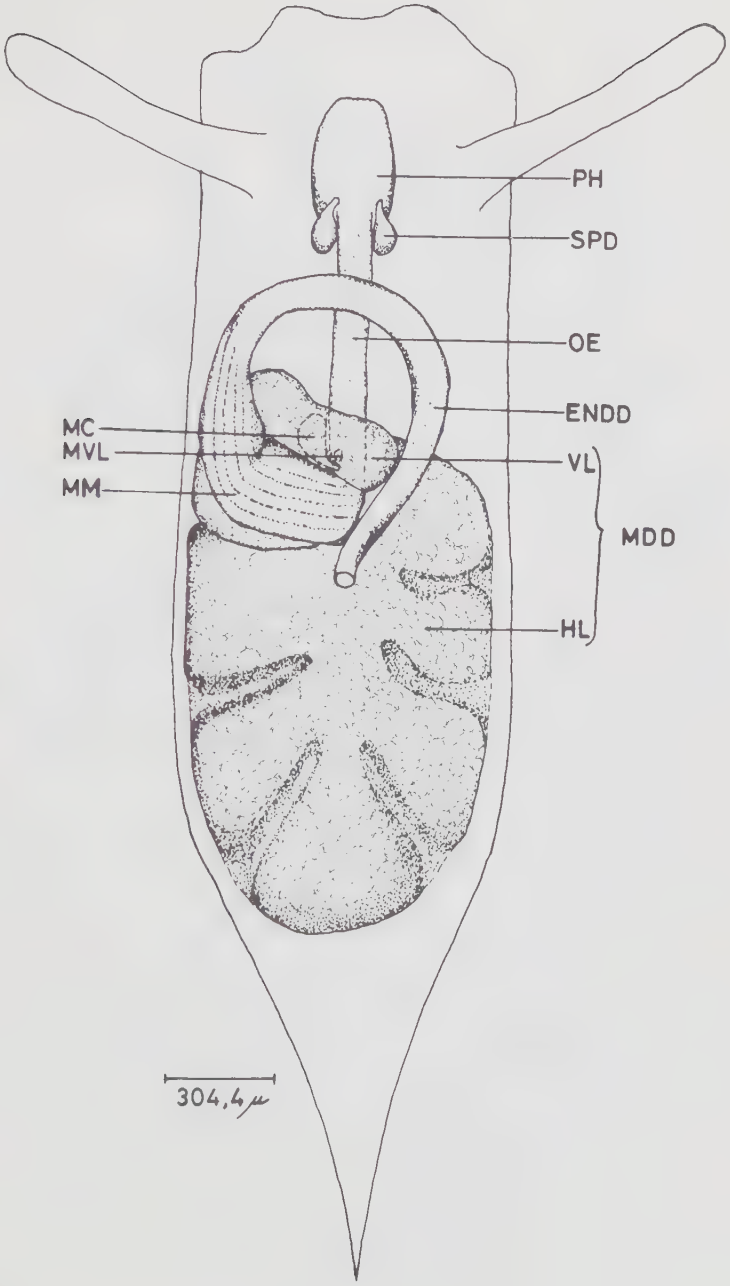


Abb. 14

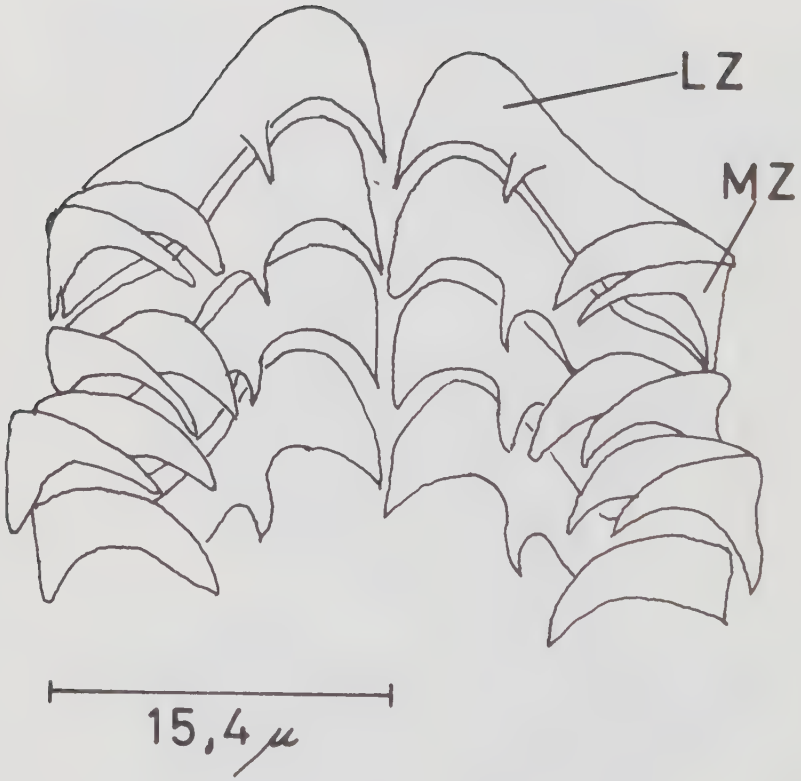


Abb. 15

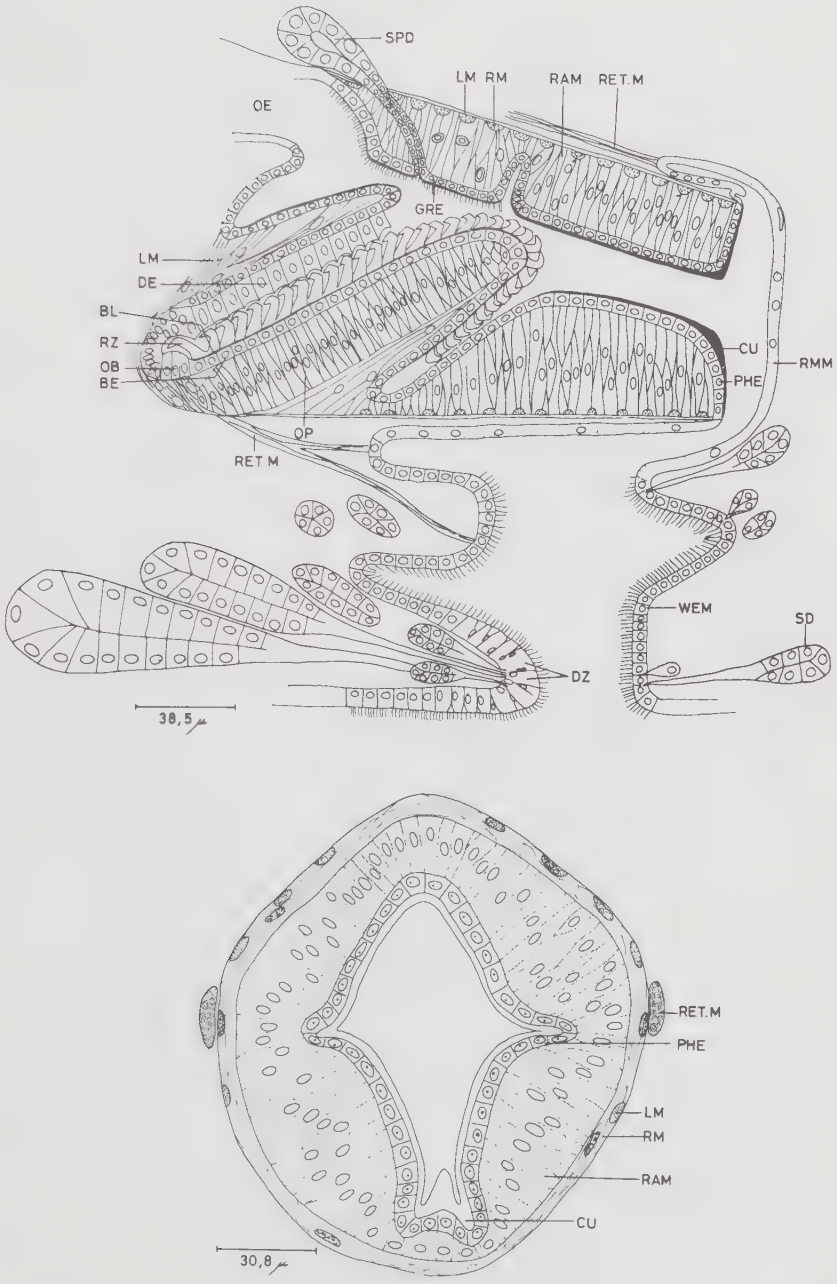

SPD
LM RM
RAM RET.M
OE
GRE
LM
DE
BL
RZ
OB
BE
CU
PHE
RMM
OP
RET.M
WEM
SD
DZ
38,5 µ
RET.M
PHE
LM
RM
RAM
CU
30,8 µ

Abb. 16

Abb. 17

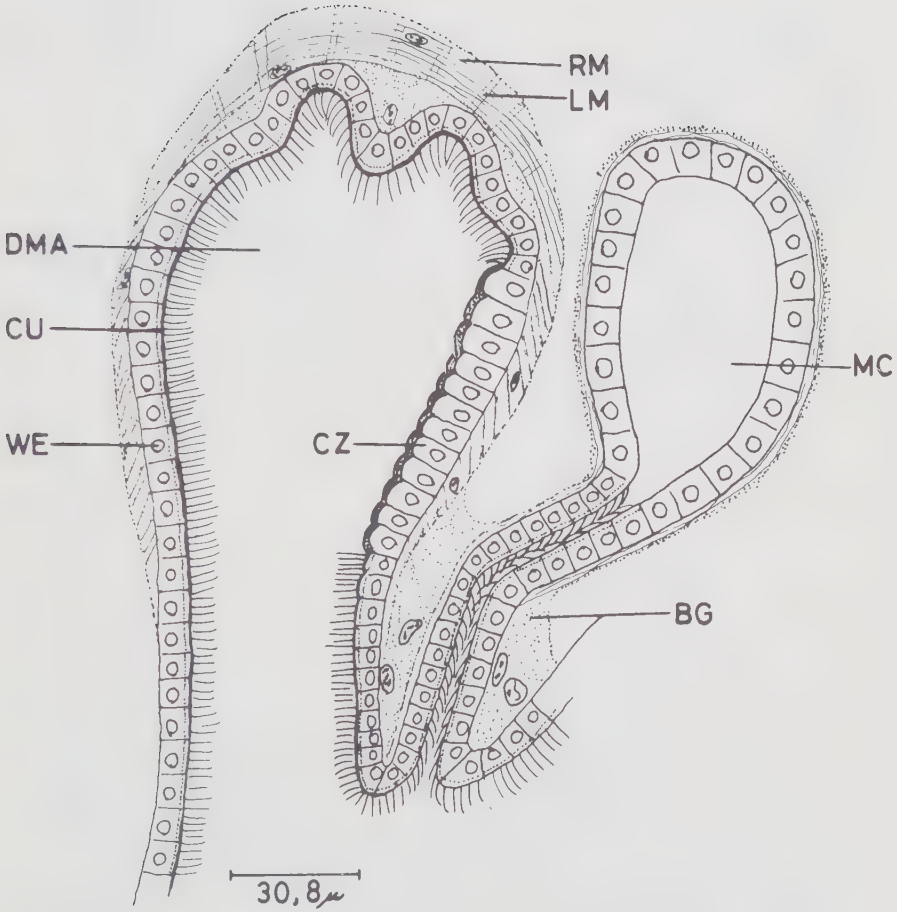
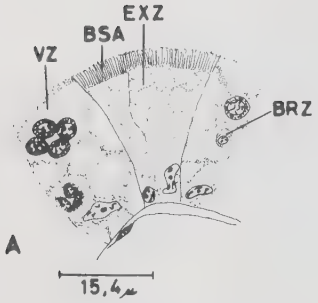
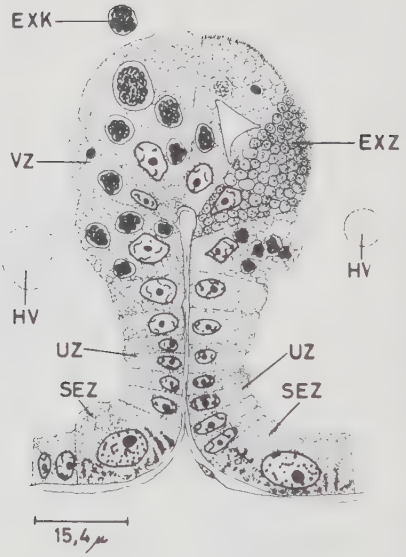


Abb. 18


EXZ
BSA
VZ
BRZ
A
15,4µ


EXK
EXZ
VZ
HV
HV
UZ
UZ
SEZ
SEZ
C
15,4µ

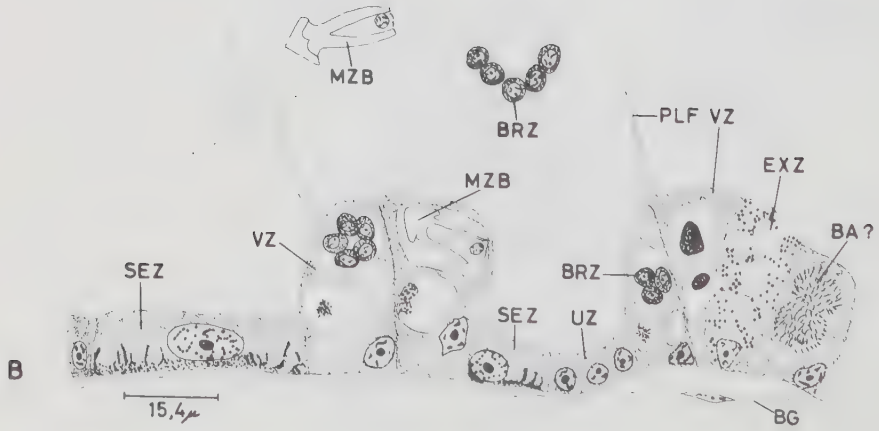
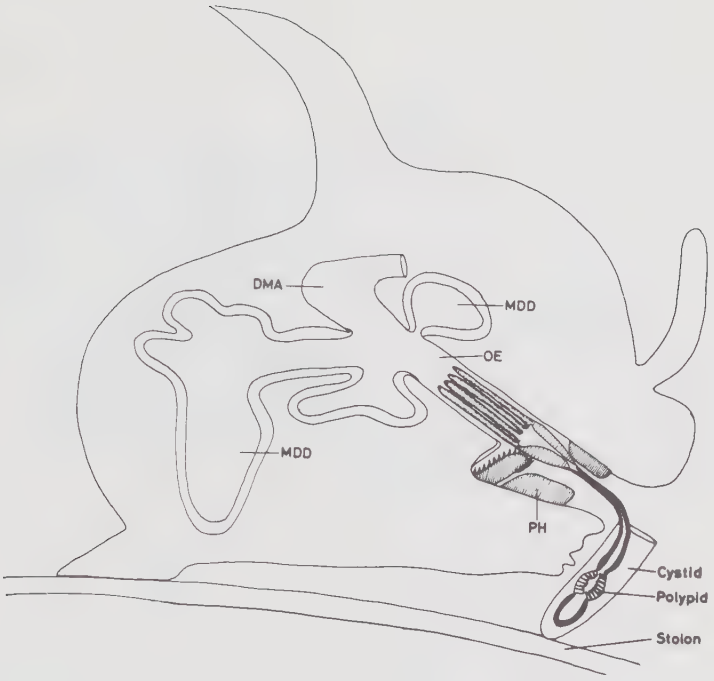

MZB
BRZ
PLF VZ
EXZ
MZB
VZ
BA?
SEZ
BRZ
SEZ
UZ
B
15,4µ
BG

Abb. 19


DMA
MDD
OE
MDD
PH
Cystid
Polypid
Stolon

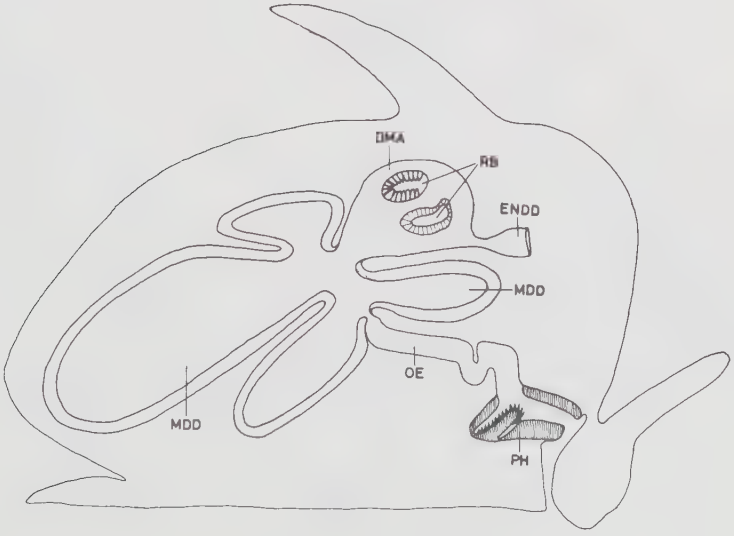

DMA
RB
ENDD
MDD
OE
MDD
PH

Abb. 20

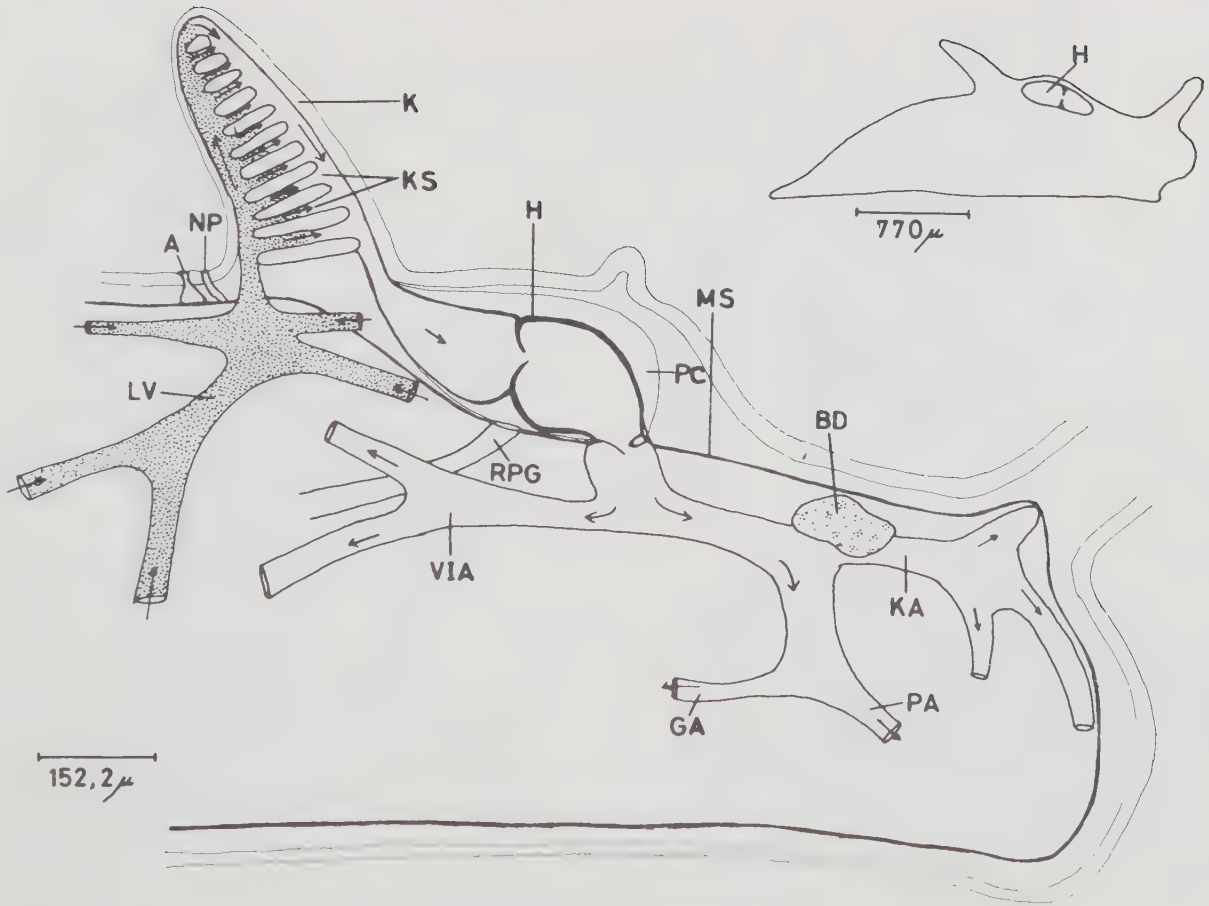


Abb. 21

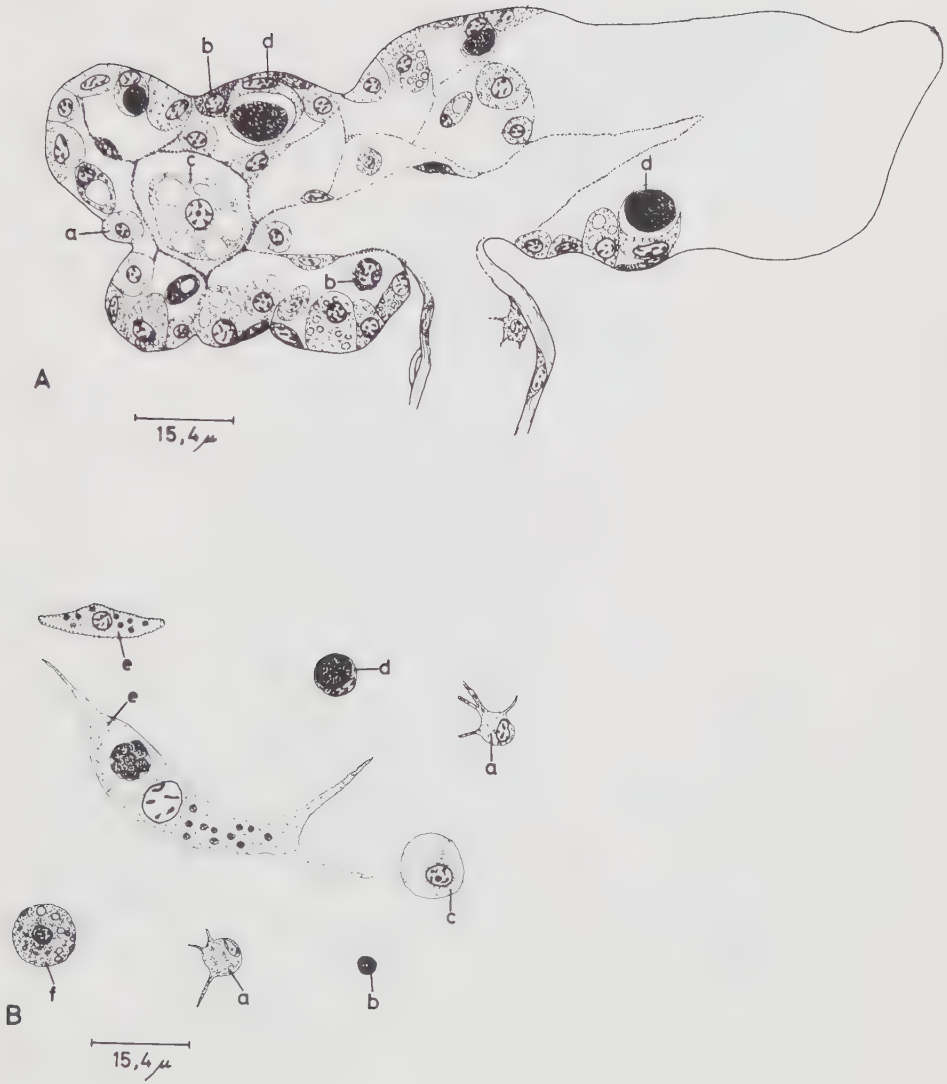
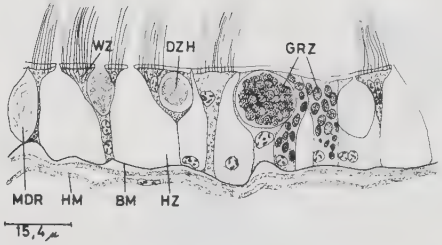


Abb. 22


WZ
DZH
GRZ
MDR
HM
BM
HZ
15,4 µ

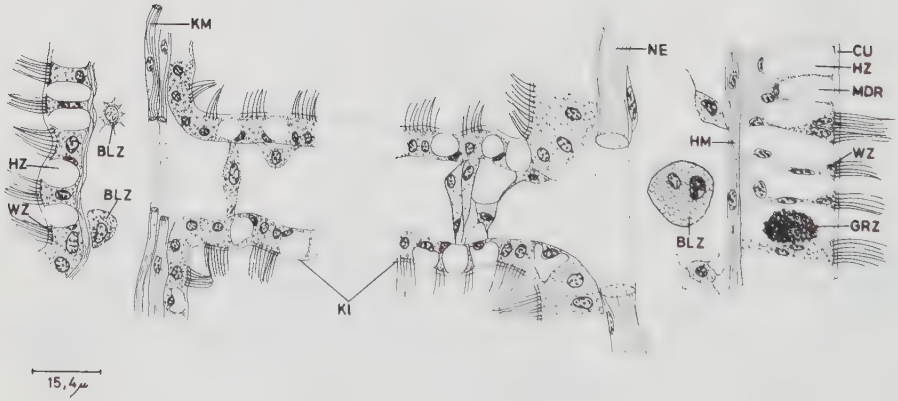

KM
BLZ
HZ
BLZ
WZ
KI
NE
CU
HZ
MDR
HM
WZ
BLZ
GRZ
15,4 µ

Abb. 23

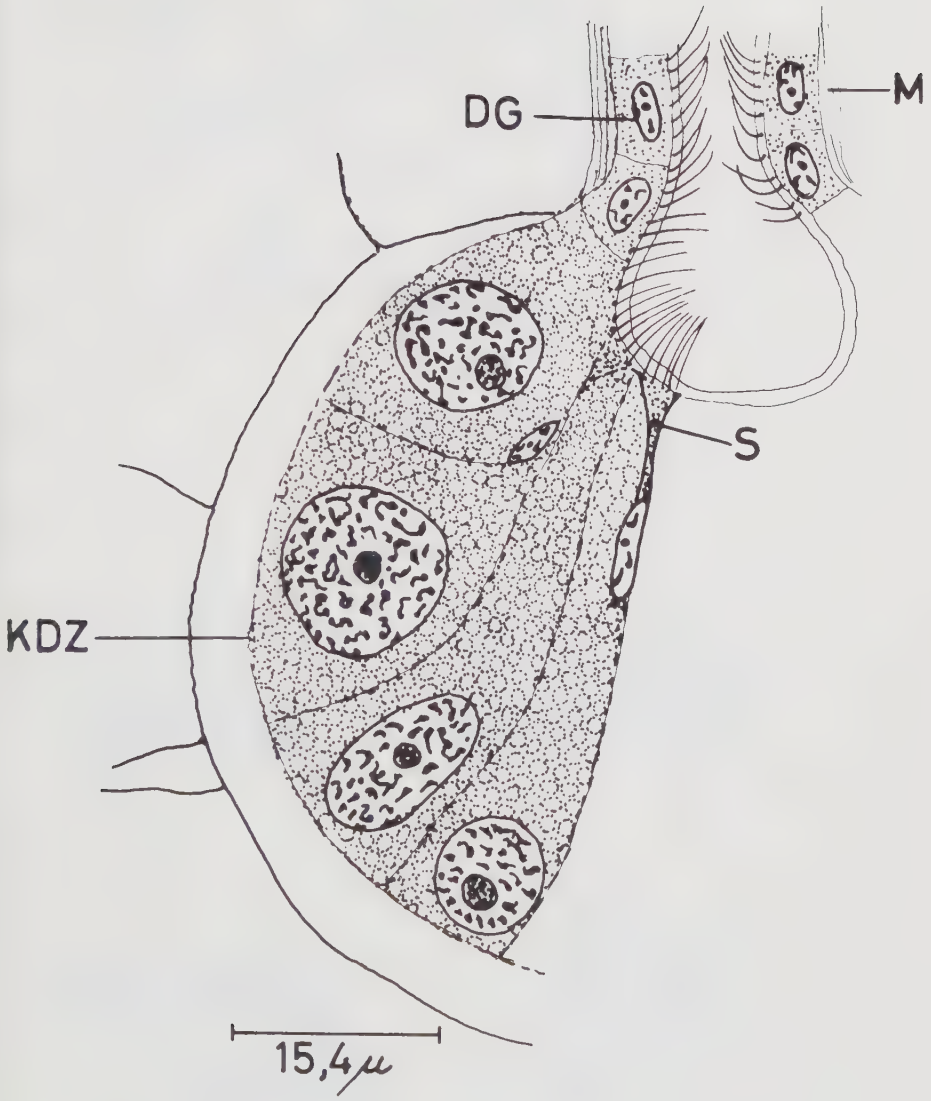
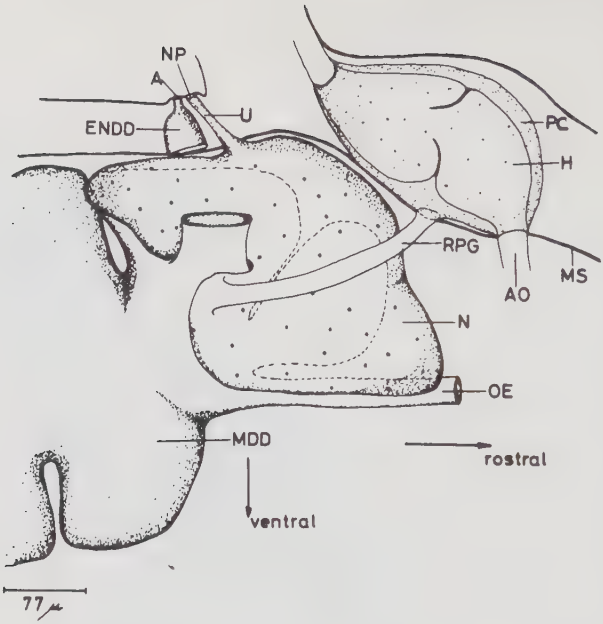
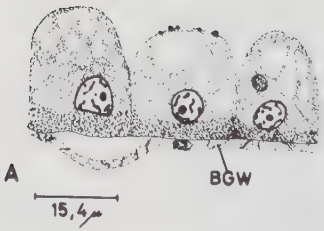
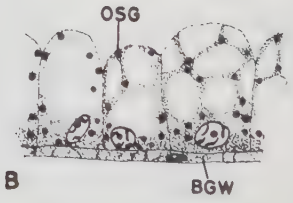
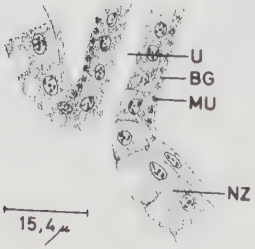


Abb. 24


NP
A
U
ENDD
PC
H
RPG
MS
AO
N
OE
MDD
rostral
ventral
77 µ


A
BGW
15,4 µ


OSG
B
BGW


U
BG
MU
NZ
15,4 µ

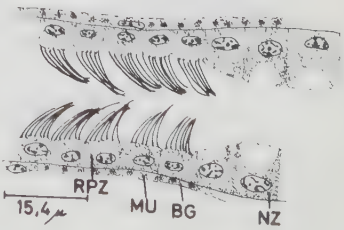

RPZ
MU
BG
NZ
15,4 µ

Abb. 25